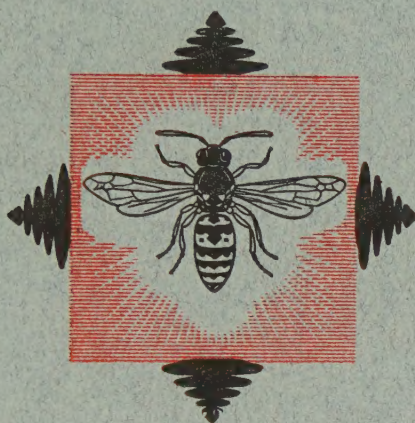


# INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



UNIVERSITY OF HAWAII  
LIBRARY  
DEC 9 '59

## COMITÉ DE RÉDACTION

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,  
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,  
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

---

Volume VI - Août 1959 - Numéro I

MASSON & Cie ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE.



## INSECTES SOCIAUX

---

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

*Publiée sous les auspices de*

**L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX**

---

### COMITÉ DE RÉDACTION

- J. D. CARTHY, Department of Zoology, Queen Mary College, Mile end Road, London E1 (England).
- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- A. C. COLE, Department of Zoology and Entomology University of Tennessee, Knoxville, Tennessee (U. S. A.).
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI<sup>e</sup>, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- D. STEINBERG, Zoological Institute, Academy of Sciences of the U. S. S. R. Leningrad 164, U. S. S. R.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

---

### PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1959

France et Communauté Française : 4 500 frs.

Étranger { Dollars U. S. A. : 12.  
              { Francs Belges : 600.

Également payable au cours officiel  
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : 4 000 frs.

Étranger { Dollars : 10.85  
              { Francs Belges : 542.50

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.  
b) Virement par banque sur compte étranger.  
c) Mandat International  
d) C. C. P. Paris 599.

### ADMINISTRATION

---

MASSON et C<sup>ie</sup>, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI<sup>e</sup>

o o

### SECRÉTAIRE

---

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI<sup>e</sup>

# INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE  
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

---



## SOMMAIRE

---

Contribution à l'étude de la construction du dôme chez <i>Formica rufa</i> , II, par RÉMY CHAUVIN .....	1
<i>Myrmecia inquilina</i> new species: the first parasite among the lower ants, by ATHOL DOUGLAS and W. L. BROWN, Jr .....	13
Some factors influencing phase characters in the nymphs of the locust, <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (R. and F.), by PEGGY E. ELLIS .....	21
La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez <i>Bellicositermes natalensis</i> et <i>Cubitermes</i> Sp. La théorie de la stigmergie : Essai d'interprétation du comportement des Termites constructeurs, par PIERRE-P. GRASSÉ. ....	41
Variation in the incidence of swarming among colonies of <i>Apis mellifera</i> , throughout the summer, by J. SIMPSON .....	85
Nouvelles de l'Union .....	101



# INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE  
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

---

*Comité de Rédaction :*

J. D. CARTHY, P. H. CHRISTENSEN, A. C. COLE,  
K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ, C. JUCCI,  
A. RAIGNIER, D. STEINBERG, T. UCHIDA

---

TOME VI

N° 1

MASSON & C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS  
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI<sup>e</sup>  
===== 1959 =====





## CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA CONSTRUCTION DU DÔME CHEZ *FORMICA RUFA* (II)

par Rémy CHAUVIN

(Station de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette, France.)

Dans un travail précédent (Chauvin, 1958), j'ai examiné quelques particularités de la construction du dôme de brindilles chez *Formica rufa*. Le problème, qui m'avait paru le plus intéressant, était l'hétérogénéité de construction, induite lorsqu'on posait sur le dôme quatre cloisons radiales se rejoignant au centre. Alors des quantités, parfois considérables, de brindilles s'amassaient au centre, dans un ou deux des quadrants ainsi délimités, à l'exclusion des autres. Il était difficile d'imaginer une hypothèse rendant compte du phénomène : j'avais invoqué, tout à fait provisoirement, une inégale répartition des Fourmis les plus actives, des « Fourmis contremaitres », au sens de Combes et de Chen.

Le présent travail est surtout consacré à l'influence des cloisons disposées de toutes sortes de façons sur le dôme.

### A. Les cloisons radiales.

Dans l'hypothèse d'une inégale répartition d'ouvrières plus actives, dont la circulation serait gênée par les cloisons, on devrait obtenir, en enlevant les cloisons puis en les remettant peu après dans la même position, une variation des inégalités de construction. Au contraire, dans l'hypothèse d'un facteur agissant sur la construction d'une manière dissymétrique, mais constante, l'enlèvement des cloisons suivi de leur remplacement dans la même position ne devrait rien changer. J'ai donc enlevé onze fois les quatre cloisons radiales sur onze fourmilières différentes ; j'ai soigneusement nivelé le dôme et replacé quelques instants plus tard les cloisons dans la même position. Chaque expérience durait huit jours (et les premières anomalies constatées *avant* l'enlèvement des cloisons résultaient par conséquent du travail des Fourmis pendant la huitaine précédente). Le tout s'est, en 1958, déroulé pendant les mois de juin et juillet où les Fourmis se montrent particulièrement enclines à construire.

Huit jours donc après l'enlèvement des cloisons (suivi aussitôt de leur remise en place), d'autres amas de brindilles devinrent observables dans les quadrants. Dans trois cas, ils se trouvaient dans les mêmes quadrants que la semaine précédente ; dans deux autres cas, dans les quadrants opposés ; dans trois autres cas, un quadrant particulièrement actif la semaine d'avant

l'était resté ; mais un quadrant opposé, presque vide auparavant, s'était maintenant rempli de brindilles. Dans trois autres fourmilières, il n'y a pas eu construction. A la lumière de ces résultats, je tends à penser que le facteur responsable de l'hétérogénéité des constructions entre les cloisons est accidentel plutôt que constant.

Mais il est possible de disposer les cloisons radiaires autrement, en les écartant du centre de manière à laisser le sommet du dôme tout à fait dégagé.

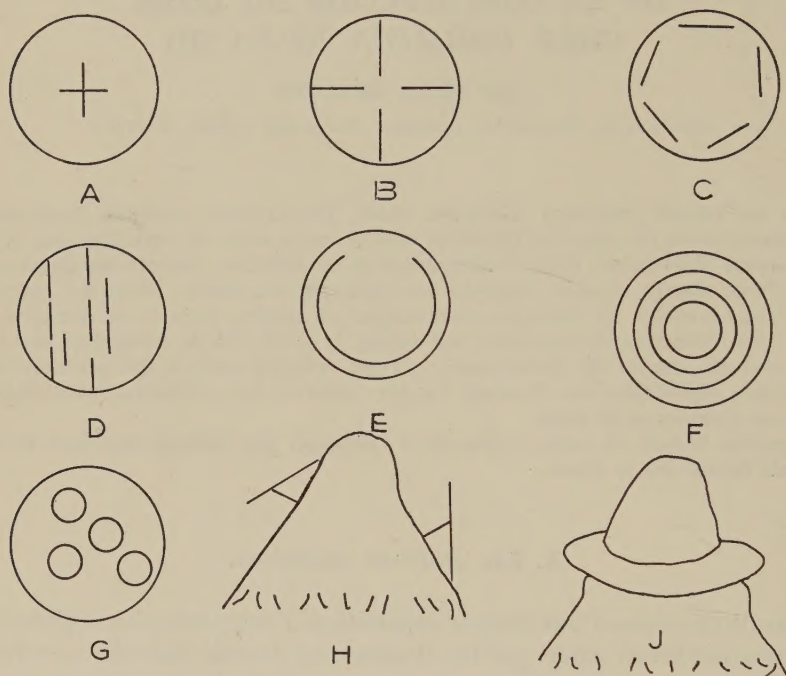


FIG. 1. — Les différentes dispositions des cloisons sur la fourmilière.

A, petit croisillon à branches étroites. B, croisillon laissant le centre libre. C, cloisons tangentielles incomplètes. D, cloisons parallèles. E, cloison circulaire avec une « porte ». F, plusieurs cloisons concentriques. G, plusieurs cylindres creux à la surface de la fourmilière. H, cloisons formant un angle avec la surface. J, cloison en forme de disque plat enserrant le dôme à mi-hauteur.

L'expérience a été recommencée huit fois et poursuivie quinze jours sur des fourmilières connues pour leurs qualités de bâtisseuses ; mais elle n'a rien donné. Le dôme restait parfaitement régulier de part et d'autre des cloisons, et le centre laissé libre était régulièrement arrondi. Ainsi donc le facteur d'hétérogénéité n'exerce son influence qu'au sommet du dôme ?

On peut changer encore la disposition de l'expérience, en ne plaçant au sommet du dôme qu'un croisillon de bois à faces larges seulement de 4 cm (mais il faut que le croisillon soit haut de 15 cm au moins, sous peine d'être très rapidement recouvert de brindilles). Au bout de quinze jours, sur trois fourmilières, des inégalités d'amassage devenaient nettement visibles en certains quadrants. Ainsi donc les fourmis n'usent pas des faci-



lités de régulation qui leur sont données; car, avec le croisillon à branches étroites, il leur est aisé de tourner autour de l'obstacle central, alors que, dans les expériences décrites au début de ce travail, les cloisons hautes et très larges qui se rejoignaient au sommet du dôme opposaient à une régulation éventuelle une gêne incontestable (les Fourmis peuvent en effet escalader les cloisons, mais ne le font pas volontiers).

Mais l'expérience du croisillon à branches étroites réduit à néant, me semble-t-il, l'hypothèse que j'avais émise quant à une répartition inégale des « Fourmis contremaitres ». Rien n'empêche ici leur circulation; pourtant la régulation ne se fait pas.

Cette hypothèse d'une régulation au sommet du dôme ne serait-elle qu'une illusion? Supposons que les Fourmis porteuses de brindilles montent sur le dôme *en suivant une ligne à peu près droite* et posent leur charge au sommet. S'il se produit suivant les jours ou suivant l'épuisement des sources de matériel de construction, des variations *dans la direction d'où proviennent les apports*, cette hétérogénéité sera matérialisée par les cloisons radiales: car nous avons vu que les Fourmis ne les escaladent pas d'habitude (sauf tout de suite après qu'on les a posées). On découvrira cette hétérogénéité même dans le cas du croisillon à branches étroites, à condition de supposer justement l'absence de toute régulation dans ces circonstances. Ainsi donc l'hypothèse de l'hétérogénéité des ouvrières jointe à celle de la répartition uniforme de leurs apports serait remplacée par celle de l'hétérogénéité (accidentelle, momentanée, localisée) de la direction d'où viennent les apports.

S'ensuit-il de là qu'il faille conclure à un manque absolu de régulation? Pourtant, lorsqu'on enlève définitivement les cloisons radiales, on voit clairement les grandes irrégularités du dôme, qui subsistent un moment pourvu que l'on ait enlevé les cloisons avec précaution. Or, quelques heures plus tard, toutes ces inégalités sont en voie d'aplanissement, et il est bien rare que le sommet du dôme n'ait pas repris le lendemain toute sa régularité. De même, si on enlève localement une poignée de brindilles, on déclenche aux abords du trou ainsi creusé une activité formidable, et la cavité se comble très vite de brindilles (je n'ai pas essayé encore de placer sur la fourmilière un petit tas de brindilles qui en rompe la régularité). Nous admettons donc qu'il y a bien régulation de la forme du dôme, pourvu qu'aucun obstacle ne s'y oppose. Dans ces conditions, il faut admettre que la technique que j'ai employée n'est pas la meilleure et qu'il *faudrait opérer plutôt par adjonction ou par enlèvement de brindilles*. Ce sera l'objet d'un travail ultérieur.

### ***B. Les obstacles circulaires.***

J'avais exposé dans une note précédente les difficultés que semblent rencontrer les Fourmis à remplir de brindilles une enceinte circulaire. Je pense maintenant que ces difficultés ne sont réelles qu'à certaines époques de

l'année (fin août-début septembre) où, d'ailleurs, l'activité constructrice est bien réduite. En juin-juillet, les *Formica rufa* remplissent allégrement à ras bords d'énormes cylindres de carton de 13 cm de haut et de 50 cm de diamètre, qui entourent pratiquement la fourmilière tout entière. On peut donner à l'expérience différentes formes : disposer, par exemple, plusieurs cylindres concentriques dont le dernier, au sommet du dôme, n'a plus que 7 à 8 cm de diamètre. Les Fourmis montrent alors un comportement très curieux, très caractéristique et très constant. Elles construisent une sorte de « ziggûrat » babylonien, une véritable tour à étages, où chaque cylindre, plein à ras bords, domine de beaucoup les cylindres plus externes. Toutefois, les différences de niveau m'ont paru généralement s'atténuer à mesure qu'on approche du centre.

Ajoutons que, si la muraille circulaire présente des portes larges de 5 à 10 cm, on ne voit aucun changement dans l'amassage des brindilles. Les fourmis ne semblent même pas emprunter de préférence ces passages, qu'elles raccordent simplement en pente douce avec le niveau des brindilles de l'enceinte du dehors.

On peut remplacer l'enceinte circulaire par de simples cloisons rectangulaires implantées verticalement de place en place, non plus dans une direction radiale, mais suivant une tangente à une circonférence du dôme. Il est tout à fait frappant de voir au bout de peu de temps un amas considérable de brindilles en amont de la cloison (jamais en aval, à part une exception non revue depuis), au point que la cloison s'effondre souvent vers l'extérieur si on ne l'a pas étayée. L'éminence ainsi formée en amont se rattache en pente douce à la surface du dôme.

Comment expliquer l'amassage en amont, et non en aval ? Il faut, pour cela, nous porter par avance à la troisième partie de ce travail : l'étude des fourmis transporteuses considérées individuellement. Un petit nombre, 15 % environ, opèrent des trajets « réverses », c'est-à-dire qu'après être montées avec leurs brindilles vers le sommet, elles redescendent et la déposent plus ou moins à la périphérie. Sans doute faut-il admettre que la présence d'une cloison tangentielle matérialise ces trajets réverses, de même que l'hétérogénéité des trajets directs est matérialisée par les cloisons radiales. Les cloisons circulaires rendent apparent un autre fait : 75 % des Fourmis effectuent des trajets directs ou peu sinueux, en transportant leurs brindilles dans la direction du centre du dôme.

On peut implanter aussi en différents points de la surface du dôme de petits cylindres en carton, en matière plastique (rhodoid) ou en métal. Ils sont très rapidement remplis s'ils sont en carton, très lentement ou pas du tout s'ils sont en métal et surtout en rhodoid. *Tout objet creux posé sur la fourmilière est rempli de brindilles, s'il est en bois ou en carton.* S'il s'agit d'un objet plein de la même taille que les cylindres employés ci-dessus, il est lentement et progressivement enterré dans la fourmilière ; et parfois les ouvrières déposent en petite quantité des brindilles sur sa face supérieure, si elle est plate. Il faut sans doute voir là l'ébauche de la technique du remplissage des objets creux.



*Les cloisons obliques ou horizontales* semblent bien provoquer, dans le comportement des fourmis, des modifications *sui generis*. Mais je n'ai pas accompli dans cette direction suffisamment d'expériences pour en discuter.

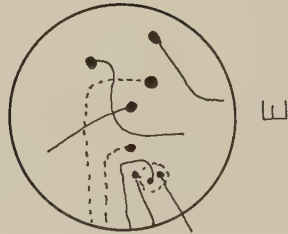
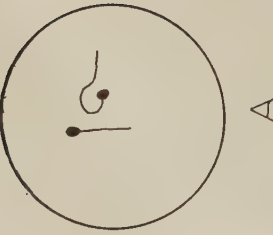
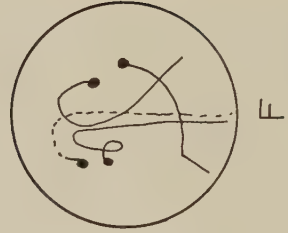
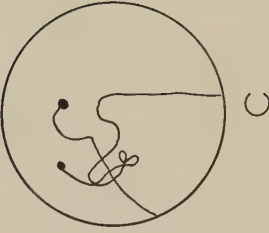
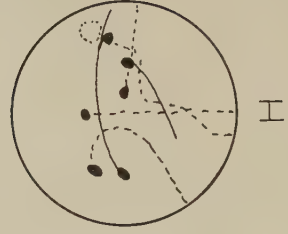
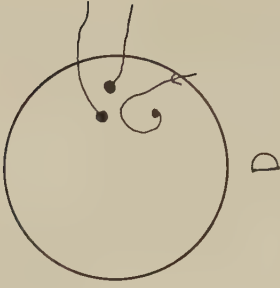
### C. Le comportement individuel des fourmis bâtisseuses.

Il est évident que l'on pourrait faire à toutes ces recherches la même critique : elles procèdent seulement par déduction et non par observation directe. A vrai dire, l'observation rencontre de graves difficultés, parce qu'on ne voit pas de progrès sensibles dans la construction ; ils ne se laissent discerner qu'au bout de plusieurs jours.

J'ai voulu, néanmoins, apporter à ce travail l'indispensable complément de l'observation directe des bâtisseuses. J'ai donc reporté sur le plan de la fourmilière 115 pistes individuelles de transporteuses de brindilles (ce qui est certainement insuffisant). Quelques résultats assez nets se dégagent toutefois. Dans chaque cas, les reports étaient faits à main levée, dont la précision m'a semblé suffisante, tout au moins dans la première phase des observations. Les temps de parcours n'ont pas été notés systématiquement, depuis le moment où la fourmi aborde le dôme jusqu'au moment où elle dépose sa charge ; ils sont excessivement variables, de trois minutes à une demi-heure suivant la taille de la brindille et les obstacles que rencontre la Fourmi.

NATURE DES MATÉRIAUX. — Elle est aussi très variable. Les brindilles ne comportent une majorité d'aiguilles de pin et de sapin que dans les bois où ces arbres sont abondants. Partout ailleurs, il s'agit surtout de pétioles de feuilles ou de nervures principales, de débris végétaux allongés et impossibles à reconnaître et plus, rarement, de fragments de limbes desséchés. La taille de ces débris est aussi extraordinairement variable. Les parcours les plus rapides correspondent au transport de brindilles minimales, souvent pas plus grosses que les Fourmis ; mais on voit aussi des ouvrières aux prises avec des charges ahurissantes, longues comme dix ou quinze fois leur corps, et d'un diamètre de 1 mm ou plus. Elles arrivent d'ailleurs, mais parfois seulement au bout d'une demi-heure d'efforts, à les hisser au sommet du dôme. Il suffit de l'observation la plus brève d'un dôme de Fourmis pour se rendre compte de l'hétérogénéité des matériaux de construction.

Une question curieuse, et qui n'a, semble-t-il, intéressé aucun auteur jusqu'à présent, est celle de la *préparation des matériaux*. Quand je regarde la couche végétale en décomposition à l'intérieur d'un bois à feuilles caduques, je n'y vois pas tellement de brindilles, mais plutôt des limbes foliaires au complet, bien qu'à différents états d'altération. Or, on trouve sur le dôme bien plus de brindilles que de limbes ; y a-t-il choix des matériaux ou bien seraient-ils préparés avant le transport par séparation du pétiole et du limbe ?





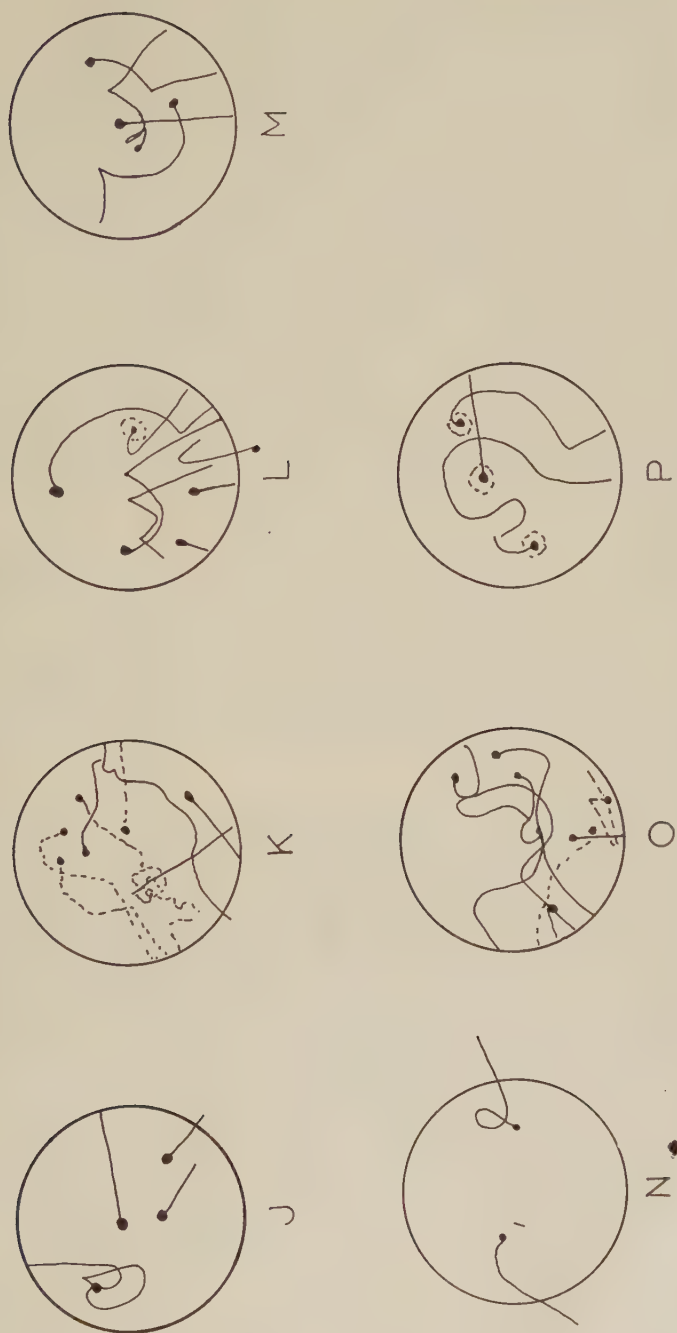


Fig. 2. — Traces individuelles de fourmis portant des brindilles.

Quatre fourmières ont été observées pendant huit jours. Les pointillés correspondent au transport de brindilles très lourdes.

**TYPES DE PARCOURS.** — Les parcours *directs* et sans méandres de la base du dôme au sommet ou à la périphérie sont les plus nombreux (75 % du total). J'ai compté 26 % de dépôts juste au sommet ; 27 % près du sommet ; 56 % à la périphérie. Dans 11 % des cas, les Fourmis parvenues au sommet ne continuent pas leur progression suivant un rayon du dôme, mais amorcent un trajet circulaire ; il décrit rarement une courbe fermée, et le dépôt s'effectue au bout d'un arc de cercle plus ou moins long. Très généralement, seules les charges de petite taille donnent lieu à un parcours suivant une circonférence ; les lourdes charges sont transportées suivant un rayon. Dans 15 % des cas, ces parcours circulaires se produisent à la périphérie : il est curieux qu'ils n'entraînent pas d'hétérogénéité d'amassage dans le cas des cloisons radiaires posées à la périphérie, mais n'atteignant pas le sommet (voir plus haut). Je n'ai vu que très rarement des Fourmis arracher des brindilles du dôme pour les porter vers le dehors. Comme je l'ai dit un peu plus haut, il existe des parcours « réverses », où l'animal parvenu assez haut sur le dôme avec sa brindille retourne avec sa charge vers la périphérie (15 % des cas). Les parcours très compliqués, avec nombreux retours partiels formant des méandres inextricables, m'ont paru peu nombreux (7-8 %).

**POSITION DES FOURMIS PENDANT LE TRANSPORT.** — Généralement, les ouvrières portent la brindille entre leurs mandibules, comme un étendard au-dessus de leur tête. Si elles rencontrent un obstacle, elles tentent d'en venir à bout en poussant la brindille plutôt qu'en la tirant ; alors que, pour un homme, il semble évident que la traction de la brindille exposerait l'insecte à moins de mécomptes que la méthode employée le plus souvent par les Fourmis.

**LE DÉPÔT DE LA CHARGE.** — Comme la plus superficielle inspection du dôme permet de le constater, les charges sont déposées suivant une orientation quelconque, tangentielle ou radiaire. Dans le plus grand nombre des cas (60 %), la tête de la Fourmi en train de déposer sa charge est dirigée plutôt vers le centre du dôme ; dans les autres cas, vers la périphérie ou tangentiellement au dôme. La Fourmi qui va déposer sa brindille adopte une attitude caractéristique : elle s'immobilise les pattes étendues, baisse la tête, ouvre les mandibules qui retiennent la charge et reste ainsi deux à trois secondes, puis s'en va sans plus s'occuper de sa brindille. Le fait que 50 % des Fourmis déposent leur charge au sommet ou près du sommet et le reste à la périphérie n'explique pas comment l'édifice final prend la forme d'un dôme : il ne devrait présenter aucun sommet distinct. Mais raisonner ainsi serait oublier que nous avons affaire à *Formica rufa*, qui nidifie habituellement sur un tronc vermoulu faisant légèrement saillie au-dessus du sol. C'est cette saillie initiale qui explique en partie la forme en dôme de la fourmilière.

**L'« ENTRAIDE » PENDANT LE TRANSPORT.** — Il est très fréquent de voir deux Fourmis, plus rarement trois, attelées à la même charge si elle est

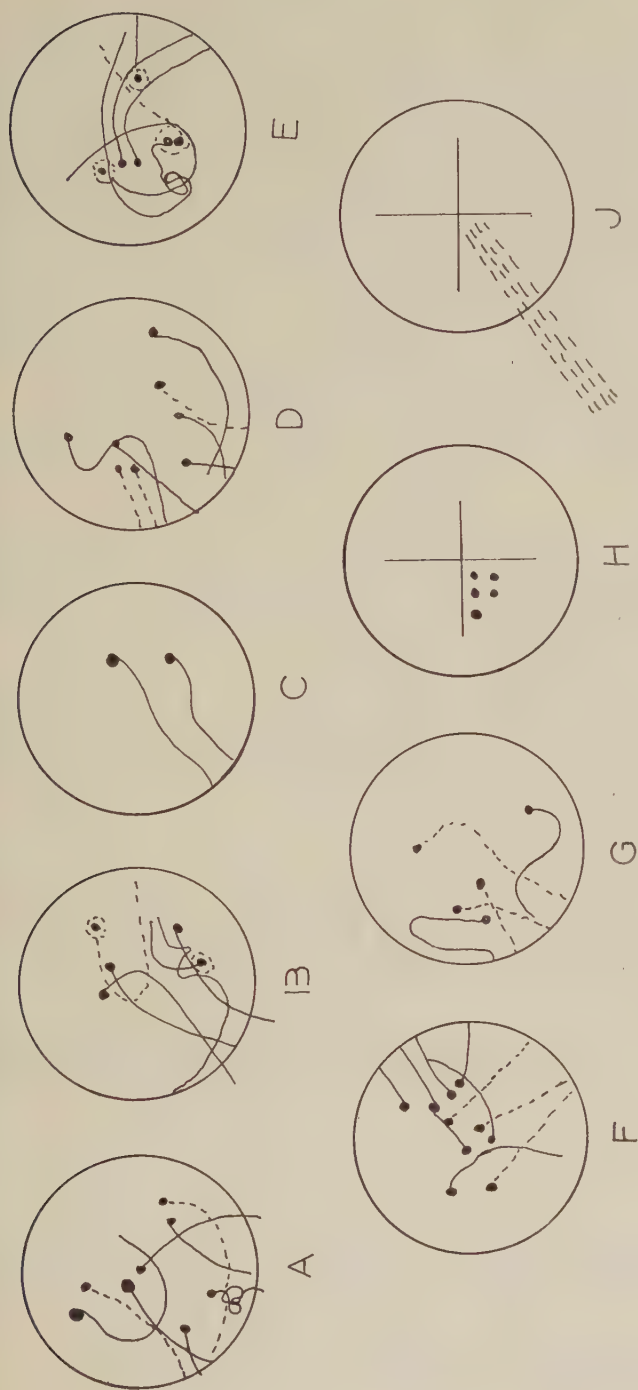


FIG. 3. — Continue la figure 2, sauf pour H et J.

Les fig. H. et J. symbolisent les hypothèses avancées au cours de ce travail. En H, lorsqu'on place sur la fourmillière un croisillon à branches larges, j'ai d'abord supposé que les fourmis plus actives se trouvaient emprisonnées dans l'un ou l'autre des quadrants et n'en sortaient pratiquement pas, ce qui rendait compte de l'amas de brindilles plus considérable dans ce cadran. En J, autre hypothèse qui semble plus vraisemblable. Les fourmis ne seraient pas forcément perturbées dans leur répartition par les cloisons, mais les apports de matériaux de construction ne viendraient pas également de toutes les directions ; certaines directions (matérialisées par les pointillés) correspondraient à des apports plus riches et les cloisons, empêchant l'égale répartition des matériaux sur toute la surface, matérialiseraient cette inégalité dans la richesse des apports.



volumineuse. J'ai étudié ailleurs l'entraide chez les Fourmis au cours du transport des proies et j'ai montré qu'elle existait bien réellement. Il est plus difficile de se prononcer là-dessus quant au transport des matériaux de construction sur le dôme. Les efforts des Fourmis apparaissent désordonnés et contradictoires : je ne sais s'ils le sont réellement. Ils m'ont paru évoquer parfois le comportement de deux ou trois hommes attelés à une poutre d'une quinzaine de mètres et essayant de la transporter sur un sol en forte pente et hérissé d'obstacles. Peut-être sembleraient-ils alors se contrarier dans leurs efforts, alors qu'ils se tireraient simplement le mieux possible d'une situation très difficile? De toute façon, on ne peut se prononcer sur ce point avant une étude plus précise. Ajoutons une remarque de bon sens : que les Fourmis s'entraident ou non, un très grand nombre de fardeaux relativement énormes n'en sont pas moins juchés, en un temps relativement bref, au sommet d'un nid relativement très haut.

### *Résumé.*

L'étude plus poussée des cloisons radiaires au sommet du dôme montre que l'hétérogénéité d'amassage dans un ou deux quadrants se produit même avec un croisillon très étroit permettant la libre circulation des Fourmis sur la majeure partie du sommet.

Le phénomène de l'amassage hétérogène ne se produit plus si les cloisons radiaires ne vont pas jusqu'au sommet.

Si on enlève les croisillons pour les replacer peu après dans la même position, l'amassage maximum se fait soit dans les mêmes quadrants, soit dans d'autres.

Des cloisons circulaires concentriques sont rapidement comblées jusqu'au bord.

Des cloisons rectangulaires verticales implantées à la périphérie du dôme, tangentiellement aux contours, donnent lieu à un amassage important de brindilles en amont, jamais en aval. L'auteur propose, pour expliquer ces faits, diverses hypothèses.

On a étudié aussi les parcours individuels des Fourmis transporteuses de brindilles, au cours de leur ascension du dôme. La moitié portent les brindilles près du sommet, les autres les laissent à la périphérie.

### *Summary.*

A further study of the wooden cross-pieces put on ants dome shows the heterogeneity of building material gathering in one or two quadrants, even in the case of a very narrow cross piece allowing the ants to go freely around.

The gathering heterogeneity is suppressed if the boards of the cross piece let the hill's top free.

If the cross piece is put away, to be replaced again a few minutes later the gathering heterogeneity is seen either in the same quadrants as before, or in others.

Circular concentrical boards are quickly filled of building material till to the edge.

Rectangular vertical boards put at the dome periphery, tangentially to the circonference, elicit an important gathering above the board, never below.

The individual courses of the ants on the dome have been studied also: 50% place their little twigs at the top, 50% at the periphery of the dome.

#### BIBLIOGRAPHIE.

1950. CHAUVIN (R.). — Le transport des proies chez les Fourmis. Y a-t-il entr'aide? (*Behaviour*, **11**, 249-256). — 1958. Le comportement de construction chez *Formica rufa* (*Insectes sociaux*, **5**, 273-286,).
-





# MYRMECIA INQUILINA NEW SPECIES: THE FIRST PARASITE AMONG THE LOWER ANTS

by Athol DOUGLAS

(*Western Australian Museum, Perth*)

and W. L. BROWN, Jr.

(*Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Mass., U. S. A.*)

Until one of us (Douglas, 1956) briefly announced the discovery of an inquiline species of the ant genus *Myrmecia* F., all of the many known species of socially parasitic ants belonged to the "higher" subfamilies of the *Formicidae*: *Dolichoderinae*, *Formicinae* and *Myrmicinae*, especially the last two. The specialized habits of the various kinds of army ants (*Dorylinae*, *Leptanillinae*) and the mass-raiding, myrmecophagous *Cerapachyinae* seem to render the development of parasitic habits unlikely in these, but there has been no obvious reason why the species-rich *Ponerinae* or the generalized *Myrmeciinae* (*Myrmeciinae* have been included in *Ponerinae* by many former authors) should not have evolved at least some parasites.

The discovery of the new *Myrmecia* parasite nevertheless comes as a surprise, because we seem to have grown used to the idea that the "lower" ants lacked something in their social-behavioral makeup that would allow the development of parasitic life-forms. We may now perhaps look forward to finding temporary or permanent social parasites in many groups of ants not now known to have them, including the *Ponerinae* and possibly even the army ants.

It is the purpose of the present paper to describe formally the new *Myrmecia* and to record some of the more significant circumstances of its discovery and some subsequent observations.

## *Myrmecia inquilina* Douglas & Brown sp. nov.

Holotype female (compared to a dealate female of *M. vindex* Fr. Smith from the host nest): Smaller and more slightly built, with slender appendages. Measurements in mm. (figures in parentheses are dimensions of *vindex* host nest queen): Total outstretched length including closed mandibles 21.4 (24.4), L head including clypeus 2.9 (3.8), W head just behind compound eyes at level of anterior ocellus 2.8 (3.7). W head including compound eyes 3.2 (4.1), L antennal scape 3.5 (4.25), distance closed mandibles extend beyond median clypeal lobe 2.3 (2.7), absolute straightline length of left mandible from lateral insertion to apex 3.0 (3.9), width of alitrunk across tegulae 2.3 (2.6), L alitrunk including cervix 6.5 (8.3), L petiole 2.25 (2.85), greatest diameter of compound eye 1.25.

Shape of head and mandibles much as shown in Figure 1 (drawn from a paratype). Note the rather rounded occiput and then arrow but conspi-

cuous cervical flange. Mandibles slender, with weakly concave lateral and weakly convex inner borders. Major teeth 4-5 in number, mostly acute, alternating with smaller paired or single teeth (tooth pattern varying somewhat in paratypes). Anterior clypeal corners subrectangular. Antennae as in *vindex*, but more slender and with slightly straighter scapes.

Alitrunk much like that of the *vindex* female, although smaller. Petiolar node a little lower and proportionately a little wider than in *vindex*, its

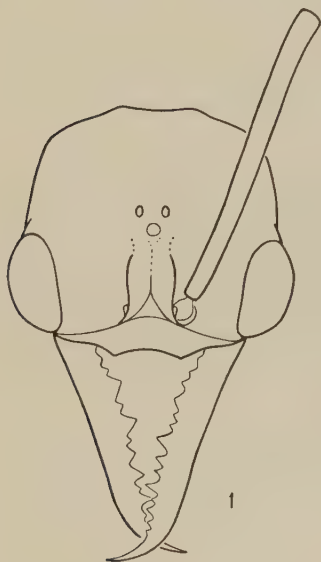


FIG. 1. — *Myrmecia inquillina*  
Douglas et Brown, n. sp., head  
of paratype female.

anterior slope more gentle and evenly rounded into both the anterior peduncle and the nodal summit. Node longer than high, and longer than its peduncle, with a fine median carina extending its length. Postpetiole narrower than in *vindex* female, subtriangular, with nearly perfectly straight sides back to the widest part (sides more convex in *vindex*.)

Sculpture with the rugose or costulate elements suppressed in comparison with *vindex* female, but with fine micropunctuation better developed and dense, so that the surface tends to be less coarsely irregular, but still largely opaque. Rugulation corresponding to that of *vindex* is still present, transverse-arched on pronotum and transverse on propodeum, but weaker; feeble traces of rugulae can be seen in some lights on the posterior pleura and across the anterior face of the node. The dense micropunctuation creates an effect of fine near-opaque granularity over head, alitrunk and petiole; clypeus,

frontal triangle, legs and antennae finely and densely punctulate, weakly shining. Post-petiole and gaster densely and evenly micropunctate, but with smooth interspaces averaging about the same as or very slightly greater than the punctural diameters (in *vindex* female, the micropunctures are shallower, less distinct and less abundant, with average interpunctural spaces averaging 2 or more diameters); the micropunctuation renders these surfaces only weakly shining (strongly shining in clean *vindex* female).

Superimposed on the fine sculpture of the head is a coarser but shallow, contiguous punctation occupying the space behind the eyes and ocelli, but obsolescent on the median occiput. (In *vindex*, the cephalic dorsum is more coarsely sculptured, and clearcut ridges between the punctures form a coarse reticulum oriented more or less longitudinally.) Space enclosed by eyes and ocelli with coarse, spaced, predominantly longitudinal rugulae, much as in *vindex*. Underside of head densely micropunctate, with numerous rather indistinct coarser punctures (in *vindex*, coarsely rugose-punctate.) Mandibles smooth and shining, each with a single dorsal row

of coarse setigerous punctures (in *vindex*, dorsal mandibular surfaces very finely shagreened, only weakly shining above and with shallow longitudinal to oblique punctures or grooves).

Compared to the fairly hairy *vindex* female, that of *M. inquilina* is virtually without erect pilosity. The mandibular setae and a few small setae at the gastric apex are the only conspicuous hairs. Occasional short, delicate decumbent hairs are found on various parts of the legs and dorsal thoracic sclerites, including cervix.

Pubescence finer than in *vindex*, and more abundant and generally distributed, but not hiding the surface. On the clypeus and appendages pubescence shorter and less conspicuous than in *vindex*, but on post-petiole and gaster, dense, fine, grayish, short, appressed pubescence is conspicuous, tending to converge on the gastric dorsal midline, and further weakening the shine of the integument.

Color: head and gaster black (brownish-black under magnification), the head shading into reddish brown on clypeus and between frontal carinae. Alitrunk, both nodes and legs light brownish-red, the legs becoming more yellowish apicad; antennae, under mouthparts and mandibles brownish-yellow; mandibular teeth with blackish edges. Except for the black head, the color is much like that of the *vindex* female (in which the head is brownish-red).

Holotype female from a mixed nest with *M. vindex* taken March 23, 1955, at Badjanning Rocks, 4 miles NW of Wagin, Western Australia. Holotype deposited in the Western Australian Museum, Perth. Two paratype dealate females taken with the holotype are very similar except in their variable mandibular dentition; their measurements are nearly identical (Western Australian Museum and Museum of Comparative Zoology, Harvard University.) Another paratype dealate female from the same locality, March 26, 1955, is slightly darker than the holotype in color.

The *M. inquilina* female can be distinguished from workers and females of its hosts at a glance by its black head, hairless body, and less shining gaster, the latter densely micropunctate and pubescent, and by the reduced cephalic sculpture. From *M. nigriceps* Mayr, which is similarly colored and usually pubescent, *M. inquilina* can be distinguished by its almost complete lack of erect hairs, by its smaller size (in the female caste), by its relatively reduced coarse sculpture, and by the rounder head shape.

So far, a worker caste differing from that of *vindex*, or corresponding to the *inquilina* female, has not been detected, and it seems likely that the species is a workerless parasite.

Five winged males from the type nest of *inquilina* are presumed to belong to this species, but since they are much like males of *vindex*, the host species, and since variation in *vindex* males is not well known, their identity should not be considered as fully safely confirmed. These males have been compared with a single male reared from a pure *vindex* colony by Mr. J. Meem, of Charlottesville, Virginia. This colony is part of a stock of *M. vindex* secured by Dr. C. P. Haskins in Western Australia



some years ago, and maintained by him in the United States since then.

The five males are very similar to the *vindex* male in size and form, but the entire gaster and, to a lesser extent, the head are darker in color, contrasting with the alitrunk. In two of the specimens, there is a feeble suffusion of reddish-brown at the base of the first gastric (second postpetiolar) segment, but this is nothing like as light or as widespread as in the *vindex* male. The *inquilina* males tend to have three teeth clustered at the basal angle of the reduced mandibles, though this is very variable. Also, the *inquilina* males have less distinct micropunctures and less dense pubescence, so that the postpetiole and gaster are more shining than in *vindex*. The apices of the parameres were notably less acute in an *inquilina* male dissected than in the one *vindex* male. Genitalia were generally similar otherwise, but comparisons mean very little in the absence of a comprehensive study of the male terminalia in *Myrmecia*—a study which, incidentally, should aid greatly in completing the revision of this difficult genus.

### *Ecology and Behavior.*

The sole locality at which *M. inquilina* has been taken is Badjanning Rocks, near Wagin, which is about 140 miles southeast of Perth. The site is a granite outcrop wooded with marri (*Eucalyptus calophylla*), jam tree (*Acacia acuminata*) and large *Casuarina*, probably *C. huegeliana*. The upper part of the hill is still wooded, but the lower slopes and adjoining land are cleared, or are being cleared, for agriculture.

From Douglas' notes: At the time of the first collection in 1955, many large fallen trees were present. Under these were numerous nests of *Camponotus* and an occasional nest of *Myrmecia*. I turned over a large log and began to collect the workers and some pupae of a small *Myrmecia* colony. The nest was 8 feet from a large marri tree. In the first gallery uncovered, I found the first *inquilina* female. It was near some larvae. I opened the nest completely and collected the whole colony. In the lower galleries, up to 10 inches down, were three more of the black-headed inquilines, all of which were near the *vindex* nest queen and some larvae. (The *vindex* nest queen can be distinguished from the *vindex* females in incipient nests, and from virgin females, by her darker color.)

In 1956, I made repeated trips to the Wagin area and opened up nests throughout the district, but I could find no *inquilina* except at Badjanning Rocks. I brought home two *inquilina* females and placed them, together with the *vindex* nest queen and some *vindex* workers with larvae and pupae, in an artificial nest without access to vegetation. The workers repeatedly stroked the heads of the inquilines with their antennae. Each time this happened, the inquilines took up a curious crouching position with head down and scapes retracted against the head. The workers plied the inquilines vigorously with their glossae. Twice an inquiline was

seen with her head and jaws resting lightly on a three-quarter-grown larva.

On one occasion I recorded possible proctodaeal transfer from worker to inquiline, but since reading Freeland's paper on trophic egg-laying by *Myrmecia* workers (1958), I am inclined to think that what I saw was an inquiline feeding on a worker egg. After the transfer, the worker spent some time glossating the area of its gastric apex. In my absence, this nest

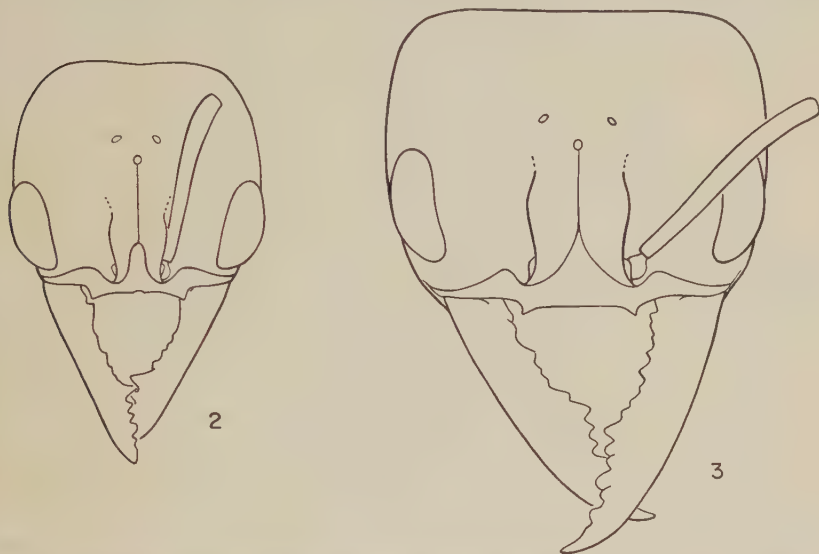


FIG. 2. — *Myrmecia swalei* Crawley, head of female from Albany, W. A., leg. J. Clark; tips of mandibles much worn.

FIG. 3. — *Myrmecia chasei* Forel, head of female from Perth, W. A. drawn to same scale as Figures 2 and 4.

was wiped out by accidental contamination with dieldrin spray during the government's Argentine ant control program.

In late 1956, the area around Badjanning Rocks was completely cleared by means of scrub roller. I managed to locate two of my old nests, and replaced logs on them. Later, I made a quick visit and found that these two nests had reorganized. Since it was apparent that the land was to be burned over, I removed the logs and replaced them with flat rocks. In May, 1958, one nest is still intact, and I believe it still houses inquilines.

All *vindex* nests containing inquilines have scanty populations, and they were all situated on the flat land near the base of the rocky hill. Numerous *vindex* colonies have been found on the slopes and top of the hill, but none contained inquilines. I have opened over 400 nests of *M. vindex*, *M. nigriceps* Mayr and *M. basirufa* Forel over a wide area of southwestern Australia, but, except at Badjanning Rocks, I never found inquilinous *Myrmecia*.

From the information available, it seems reasonably clear that *M. inquilina* is a workerless permanent social parasite of *M. vindex*, and that the

parasitism is of a type in which the parasite females and the host nest queen can coexist indefinitely. Two to several dealate *inquilina* females have been found in a single *vindex* nest, and it seems likely that at least some of these were reared in the nests in which they were found. If so, their wingless condition suggests that, like *M. regularis* Crawley, they possess feeble wings that are lost soon after they eclose from the pupal cocoon. It would be very interesting to know how the inquiline females are mated, how they disperse and find host nests, and how they gain acceptance once the host nest is reached.

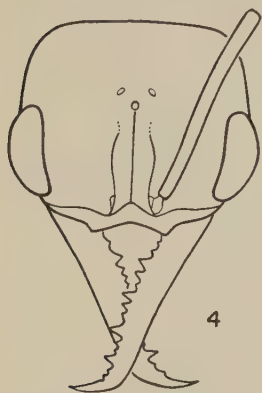


FIG. 4. — *M. chasei* Forel, head of worker mounted on same pin as the *M. swalei* female of Figure 2.

The confirmed inquilinism of *M. inquilina* brings to mind a puzzling pin of *Myrmecia* from Albany, Western Australia (J. Clark leg.), now in the Museum of Comparative Zoology. This pin contains a dealate female with badly worn mandibular apices (Fig. 2) belonging to *M. swalei* Crawley, and a worker of *M. chasei* Forel (Fig. 4). It is possible that these two specimens were wrongly put together after collection or during mounting and labelling of the specimens, in which case their being on the same pin is of no significance. The fact remains, however, that usually only nestmates are put on one pin together, so we should consider the possibility that *M. swalei* may start its nests by parasitizing colonies of *M. chasei*. In line with this possibility, the aberrant mandibles and small size of the *swalei* female

are interesting; the female of *chasei* (Fig. 3) is a very large insect compared to its workers—proportionately larger than in any other species of the genus *Myrmecia*. The two species have a similar range—from the Perth district to the sandplain east of Esperance, especially near the coast, and are often found nesting near each other. The little workers are superficially similar in their conspicuous red-and-black coloration, which is probably aposematic in agreement with their diurnal foraging habits and painful stings. Of the two, *swalei* is less common, and the nests seem less populous than those of *chasei*.

If parasitism is found to hold in this case, it will have to be of the "temporary social parasitism" kind, in which the queen of the parasite species enters the nest of the host, following which the host queen is killed, the parasite queen takes her place, and finally, after a period during which the nest is of mixed type, the host workers are entirely replaced by worker offspring of the parasite. Examples of temporary social parasitism are well known or suspected in *Formica*, *Lasius* and other formicine genera, and this mode of colony foundation is probably followed by myrmicine genera such as *Acidomyrmex*, *Rhoptryrmex*, and some groups of *Crematogaster*. But it should be emphasized that we are by no means sure that *M. swalei* is a parasite.



REFERENCES CITED.

1956. DOUGLAS (A.). — Supposedly parasitic bulldog ant. (*W. Australian Naturalist*, **5**, 120).
1958. FREELAND (J.). — Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia* (*Austral-J. Zoology*, **6**, 1-18).
-



# SOME FACTORS INFLUENCING PHASE CHARACTERS IN THE NYMPHS OF THE LOCUST, *LOCUSTA MIGRATORIA MIGRATORIOIDES* (R. AND F.)

by Peggy E. ELLIS

(*Anti-locust Research Centre, London.*)

## *Introduction.*

Locusts are highly polymorphic species of Acrididae and show large variations in morphometrics, colour and behaviour. When Uvarov (1921, 1928) put forward his phase theory of locusts he pointed out that the extreme forms (phase *gregaria* and phase *solitaria*) represented two very different kinds of natural population. Plotnikov (1927, quoted by Uvarov, 1928) and Faure (1932) showed that the two extremes could be produced in the laboratory by varying the degree to which the locusts were crowded during rearing. When the nymphs of *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. are reared in crowds they are orange and black in colour, especially in the later instars, and are similar in appearance to those of swarming populations in the field (Uvarov, 1928 ; Faure, 1932). Dirsh (1951) has shown that in the adults of this species, individuals from swarms (gregarious phase) have low F/C ratios (length of the hind femur/width of the head), whilst individuals from scattered populations (solitary phase) have significantly higher F/C ratios. Data from laboratory reared *Locusta* (Ellis, 1951) suggest that there is a similar significant difference in the F/C ratios between nymphs reared crowded in cages and those reared isolated in individual jars. The colours of laboratory *Locusta* nymphs reared in isolation and those from scattered field populations are generally a shade of fawn, grey or green.

Under natural conditions, bands of *Locusta* nymphs execute daytime wanderings called marching, which can be induced in the laboratory under suitable conditions of lighting, temperature, etc. In cages, the nymphs march round and round the floor and sides. Previously isolated nymphs show practically no marching when they are first placed in a cage containing a group of previously crowded nymphs. In standard tests under optimal conditions for marching, previously isolated nymphs march for significantly less of the time than crowded ones (Ellis, 1951). There is a certain amount of overlap in colour, F/C ratios and percentages of time spent marching when nymphs reared in the two ways are compared.

When Uvarov (1928) fully elaborated his phase theory he postulated a build-up of *gregaria* characters from generation to generation during periods when populations were high and on the increase. A similar carry-over of *solitaria* characters from generation to generation was suggested for populations that were declining in numbers. Many workers in the last thirty years have assumed a carry-over of *solitaria* or *gregaria* characteristics from generation to generation, but little consideration has been given to the mechanisms involved. In a recent review, Kennedy (1956) pointed out that some of the laboratory work already published illustrated a carry-over of certain phase characters from one generation to the next (notably the work of Albrecht, 1955 ; Albrecht and Verdier, 1956 ; Matthée, 1951 ; Ellis, 1951, 1953), but that studies over many generations had not been reported.



In 1932, Faure produced evidence that the colour of nymphs at hatching was influenced by the degree of crowding of the parents as adults. This has recently been studied in detail by Hunter-Jones (1958) who showed that *Locusta* parents reared in crowds tend to produce dark hatchlings, whilst those kept as single pairs tend to produce pale hatchlings. He classified the first instar nymphs into six main colour groups. Amongst the progeny of adults treated in the same way, there was some individual variation in the colour of hatchlings that may be genetically controlled, since isolated pairs sometimes produced fairly dark hatchlings and occasionally the crowded adults produced pale hatchlings.

Taking pale hatchlings from single pairs and dark hatchlings from crowded parents, Hunter-Jones reared the offspring in two ways. When the offspring were reared in crowds, nymphs that were pale at hatching did not become fully gregarious in colour (bright orange and shiny black) until the fifth instar. Dark hatchlings reached this extreme colour by the third instar and a proportion by the second instar. When the offspring were reared in isolation, those that were pale at hatching were, by the third instar, indistinguishable from those that were dark at hatching. Therefore, as far as nymphal colours were concerned, the rearing density of the parents influenced colour during the early instars, but gradually the density at which the nymph itself was reared became the more important factor. In the case of morphometric ratios, both parental rearing density and the nymphs' own rearing density determined the degree of gregarisation shown.

This paper describes some work on a laboratory stock of *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. in which the parents were reared for four generations in isolation, except for pairing during the adult stage to ensure fertilisation. Their offspring which were used in the experiments, were reared either in crowds or in isolation. One pattern of the locust nymph behaviour, social aggregation, has been found to be partially related to hatchling colour (Ellis, 1953) and so data on marching behaviour in relation to hatchling colour will also be considered, although the nymphs used in these particular tests generally came from parents that had been reared crowded.

### Methods.

#### *Rearing conditions.*

The nymphs that were used in tests were reared from soon after hatching until the time of test either in crowds or in isolation. When locust nymphs are reared crowded, a hundred or more are generally kept together in the same cage.

During the experiments on the marching behaviour of nymphs that were dark or pale at hatching, the crowded nymphs were reared in cages of floor area  $41 \times 41$  cms. and 30.5 cms. high, with two walls of zinc gauze and the top of glass. Five to six hundred hatchlings were placed in each cage. By the fourth instar the number had been reduced by cannibalism and by the removal of nymphs for tests to 250-300 per cage. The room temperature was maintained at 28°C, but during the day a lamp placed above each cage increased the temperature inside to 32°C. Isolated nymphs were reared in individual jars of 360 c. cms. capacity. Each jar had a paper screen three quarters of the way round the outside so that, when the jars were stood side by side round a lamp during the day, the nymphs could not see each other.

Throughout the tests on the offspring of the isolated line the constant temperature room was maintained at 30-31°C. About 300 hatchlings were put into each of the cages that measured  $30.5 \times 30.5 \times 30.5$  cms. By the fourth instar the number of nymphs had been reduced to 180-200 per cage. During the day a water-bath was placed between the cage top and the lamp, so that the temperature inside the cage did not rise above 33°C.

Nymphs in cages were given fresh grass standing in water each evening and those

in jars small bundles of fresh grass daily. The lamps were turned on for 9-10 hours a day and the caged nymphs spent some part of each day in marching.

Nymphs to be reared in isolation were separated from the others within 24 hours of hatching.

### *Test conditions and measurements of phase differences*

Marching activity was measured in the following way. The experimental nymphs, that were in the middle of the instar, were well fed overnight. The test cage was similar in design to the larger stock cages. It was devoid of food; a light, surrounded by a black paper screen, was placed centrally above the cage. At room temperatures of 30-31°C this was a 60-Watt lamp and a waterbath was placed between it and the cage top, so as to reduce the amount of radiant heat reaching the nymphs. At room temperatures of 28°C an unscreened 100-Watt lamp was used.

A group of nymphs that had been reared in crowds was allowed to march in the test cage. The experimental nymphs, after being marked with coloured paints, were starved for four hours and were then dropped into the cage of marching nymphs. Several individuals could be tested at the same time. In the experiments with nymphs that were pale or dark at hatching the test animals stayed in the cage for only one hour, and during this time their activities were noted once every two minutes for the last 50 minutes. When nymphs from the isolated line were tested they were observed once a minute for the first, third, fifth and seventh half hours, so that they stayed in the cage for 3.5 hours. The percentage of time spent in marching, that is continuous walking with the antennæ held erect (see Ellis, 1951), by each individual nymph was calculated from the readings.

When the experimental nymphs were in the fourth instar the F/C ratios were calculated from measurements made with calipers. The nymphal colours were classified as below. Although the same classification was used for the second, third and fourth instar nymphs, the older ones tended to have less spotting on the face and the bands of different colour on the face and thorax were more clearly defined than in the younger nymphs.

1°. Face and lower thorax orange. Upper part of the pronotum black. Sometimes an orange keel to the pronotum. Abdomen mainly black. Face often spotted with black or brown pigment. Occasionally nymphs nearly black all over.

2°. Face and lower thorax orange-yellow or reddish-brown, with either brownish-black upper pronotum or some loss of black on pronotum as compared with 1.

3°. Face and lower thorax a different colour to the rest of the body. Either black or brown longitudinal stripes on the abdomen or pronotum or on both. Face often spotted with darker pigment. The chief colour combinations were green with a yellow face, golden-yellow with an orange face, yellow-fawn with a yellow face, orange-fawn with an orange face, pink-fawn with a reddish face, grey with a yellow face, reddish-brown with a reddish face.

4°. The same general colour all over, but the face paler than the rest of the body. Black, brown or grey stripes on either the pronotum or abdomen or both. The colours generally one of the following: green, golden, yellow-fawn, orange-fawn, pink-fawn, grey, brownish red.

5°. The same general colours all over as in 4, but stripes were absent or very faint.

From observations on crowded and isolated nymphs, it was clear that these colour groups corresponded roughly with the rearing density: crowded nymphs were generally in the first group, whilst isolated nymphs came into groups four and five.

TABLE 1. — MARCHING BEHAVIOUR OF NYMPHS IN RELATION TO PARENTS CROWDED, EXCEPT MEAN PERCENTAGES

HATCHLING COLOUR.	NYMPH REARING.	SECOND-INSTAR NYMPHS.											
Dark	Crowded	52.9			49.1			48.8			50.3		
Dark	Isolated	30.7			34.6			24.6			25.6		
Pale	Crowded	38.0			46.6			41.1			40.1		
Pale	Isolated	15.3			24.7			23.6			24.0		
Source variation		D. F.	Sum squares	P	D. F.	Sum squares	P	D. F.	Sum squares	P	D. F.	Sum squares	P
Colour (C).		1	4 919.6	< 0.01	1	1 195.8	< 0.01	1	205.9	> 0.05	1	376.4	> 0.05
Rearing (R).		1	4 623.6	< 0.01	1	1 369.0	< 0.01	1	6 164.8	< 0.01	1	5 749.1	< 0.01
R × C.		1	11.0	> 0.05	1	498.8	> 0.05	1	156.2	> 0.05	1	236.0	> 0.05
Error.		39	273.5		140	189.5		54	254.1		52	350.1	

(\*) The parents of these nymphs were kept in isolation.

## Results.

### *Hatchling colour and marching activity.*

The hatchlings of *Locusta* are the same general colour all over, with darker spots. The individuals vary in their general colour from jet-black to yellow-fawn.

In a number of experiments pale and dark hatchlings, all from crowded parents, were reared separately. Pale hatchlings equalled Hunter-Jones' groups 2 and 3. Dark hatchlings equalled Hunter-Jones' groups 5 and 6 (1958). Some of the nymphs were crowded in cages and some were isolated in jars. Marching was measured in one-hour tests and the colours of the nymphs classified. The results for the percentages of time



COLOUR AT HATCHING AND DENSITY OF REARING.  
 HERE OTHERWISE INDICATED \*.  
 ne Spent Marching.

THIRD-INSTAR NYMPHS.						FOURTH-INSTAR NYMPHS.					
55.6			47.0 (*)			49.5			57.9		
19.3			20.0			18.9			26.7		
56.6			47.2			40.0			60.5		
21.9			15.7			14.3			18.4		
D. F.	Sum squares	P	D. F.	Sum squares	P	D. F.	Sum squares	P	D. F.	Sum squares	P
1	24.8	> 0.05	1	840.7	> 0.05	1	400.0	> 0.05	1	69.5	> 0.05
1	7 370.4	< 0.01	1	16 907.8	< 0.01	1	7 563.3	< 0.01	1	12 100.5	< 0.01
1	32.1	> 0.05	1	3 617.8	> 0.05	1	59.76	> 0.05	1	265.8	> 0.05
29	206.3		60	35.8		39	165.42		32	216.0	

spent marching were examined by an analysis of variance. Table 1 shows that the nymphs' own rearing conditions always significantly influenced behaviour: those reared in crowds spent more of the time in marching than those reared in isolation before the test. By the third and fourth instars the nymphs that were pale at hatching were behaving in a way similar to those that were dark at hatching. In two out of the four experiments with second instar nymphs a like result was obtained, but in the other two tests those that were pale at hatching marched for significantly less time than those that were dark.

In one of the experiments with third instar nymphs the parents had been isolated ( $S_3$ , see page 28). The nymphs' own rearing conditions significantly influenced marching behaviour, but those that were pale at hatching behaved as did those that hatched dark.

TABLE 2. — CHANGES IN NYMPHAL COLOUR WITH REARING CONDITIONS FOR NYMPHS THAT WERE PALE OR DARK AS HATCHLINGS. THE SAME NYMPHS WERE OBSERVED DURING THE 2ND, 3RD AND 4TH INSTARS. THERE WERE 9 NYMPHS PER GROUP.

HATCHLING COLOUR.	NYMPHS REARING.	INSTAR.	NUMBER OF NYMPHS PER COLOUR CLASS.				
			1	2	3	4	5
Dark	Crowded	2	8	1			
		3	9				
		4	8	1			
Pale	Crowded	2	2	4	2	1	
		3	5	3			
		4	7	2			
Dark	Isolated	2	1	3	4	1	
		3	1	2	3	3	
		4		1	3	3	3
Pale	Isolated	2			2	7	
		3		1	2	5	1
		4			3	3	4

The changes in nymphal colours during rearing for one of the tests with fourth instar nymphs is illustrated in table 2. Nymphs that were reared in isolation were more like *solitaria* in colour than those reared in crowds. When reared in isolation the second and third instar nymphs that had been pale at hatching produced a higher proportion of *solitaria* coloured individuals than those that were dark as hatchlings. When the nymphs were reared in crowds a similar difference related to hatchling colour was present up to the fourth instar. These results agree in general with those of Hunter-Jones (1958), who concluded that, although hatchling colour was largely determined by parental rearing density, in older nymphs their own rearing density gradually became the more important factor in determining colour. Table 1 suggests a similar conclusion for marching behaviour, but in this case the nymphs' own rearing conditions operated more rapidly, so that by the third instar, nymphs that were pale at hatching marched as well as those that were dark, although they could still be distinguished by colouring.

These experiments dealt entirely with correlations between behaviour and hatchling colour in locust nymphs of similar parentage. The possibility exists that parental rearing conditions still influence the behaviour of their offspring in a way that is not as easily masked by the nymphs' own rearing conditions as is the nymphal colour.

*The influence of parental rearing in isolation for successive generations on marching behaviour, F/C ratios and colour of the offspring.*

Some experiments on marching and social aggregation in *Locusta* (Ellis, 1951, 1953) have suggested that parental rearing conditions influence the behaviour of their offspring. In the present tests the offspring were either reared crowded in cages or isolated in jars from birth until the time of the tests when they were in the fourth instar. There were 3 possible parentages and so 6 nymphal groups in all.

Crowded (C) parents were from the normal stock of the Anti-locust Research Centre that have been reared crowded for some 45 generations.

S<sub>1</sub> parents had C parents, but were themselves reared singly as nymphs,

TABLE 3. — THE PERCENTAGES OF TIME SPENT MARCHING, THE F/C RATIOS AND THE COLOUR CLASSES FOR FOURTH INSTAR CROWDED AND ISOLATED NYMPHS OF VARYING PARENTAGE. \* See text for descriptions.

PARENTS	NYMPHS OWN REARING.	SEX.	NUMBER TESTED.	% OF TIME MARCHING.		F/C RATIOS.		% PER COLOUR CLASS *.					
				Mean	Standard Devia- tion $\pm$	Mean	Standard Devia- tion $\pm$	1	2	3	4	5	
C	Crowded	Male	38	55.3	16.618	2.59	0.1182	72	12	16			
		Female	30	57.6	16.787	2.53	0.0762	87	11	2			
S <sub>1</sub>	Crowded	Male	15	36.0	18.584	2.75	0.0824	7	13	60	20		
		Female	16	42.3	19.847	2.71	0.1014	6	12	7	75		
S <sub>3</sub>	Crowded	Male	16	43.2	16.601	2.70	0.1063		26	30	44		
		Female	19	39.7	17.691	2.71	0.1031	5	13	8	43	32	
C	Isolated	Male	21	33.0	16.919	2.72	0.1179				5	86	10
		Female	18	36.0	20.285	2.73	0.1225				6	72	22
S <sub>1</sub>	Isolated	Male	17	34.3	18.254	2.76	0.0834					71	30
		Female	12	31.9	13.633	2.74	0.0708				8	33	58
S <sub>1</sub>	Isolated	Male	18	20.2	8.749	2.87	0.0960					56	44
		Female	20	22.8	13.139	2.80	0.0992					50	50



TABLE 4. — COMPARING THE PERCENTAGES OF TIME SPENT MARCHING FOR NYMPHS OF VARYING PARENTAGE AND UPBRINGING. BASED ON FIGURES IN TABLE 3.

	GROUPS COMPARED.		MALES.		FEMALES.	
			<i>t</i>	P	<i>t</i>	P
A	C parents	Crowded Isolated } Nymphs	6.76937	less 0.01	3.98223	less 0.01
B	S <sub>1</sub> parents	Crowded Isolated } Nymphs	0.26376	0.80-0.70	1.55684	0.20-0.10
C	S <sub>3</sub> parents	Crowded Isolated } Nymphs	5.14069	less 0.01	3.02820	less 0.01
D	Crowded nymphs	C S <sub>3</sub> } Parents	2.24129	0.05-0.02	3.55830	less 0.01
E	Isolated nymphs	C S <sub>3</sub> } Parents	2.88939	less 0.01	2.40772	0.02-0.01
F	Crowded nymphs	S <sub>1</sub> S <sub>3</sub> } Parents	1.13994	0.20-0.30	0.41183	0.50-0.40
G	Crowded nymphs	S <sub>1</sub> C } Parents	3.66667	less 0.01	2.75736	less 0.01
H	Isolated nymphs	S <sub>1</sub> C } Parents	0.22825	0.90-0.80	0.61645	0.60-0.50
I	Isolated nymphs	S <sub>1</sub> S <sub>3</sub> } Parents	2.93960	less 0.01	1.83056	0.10-0.05

and as adults were kept in pairs of one male and one female per cage.

S<sub>3</sub> parents came from a line that had been reared singly as nymphs and in pairs as adults for three generations. The great-great grand-

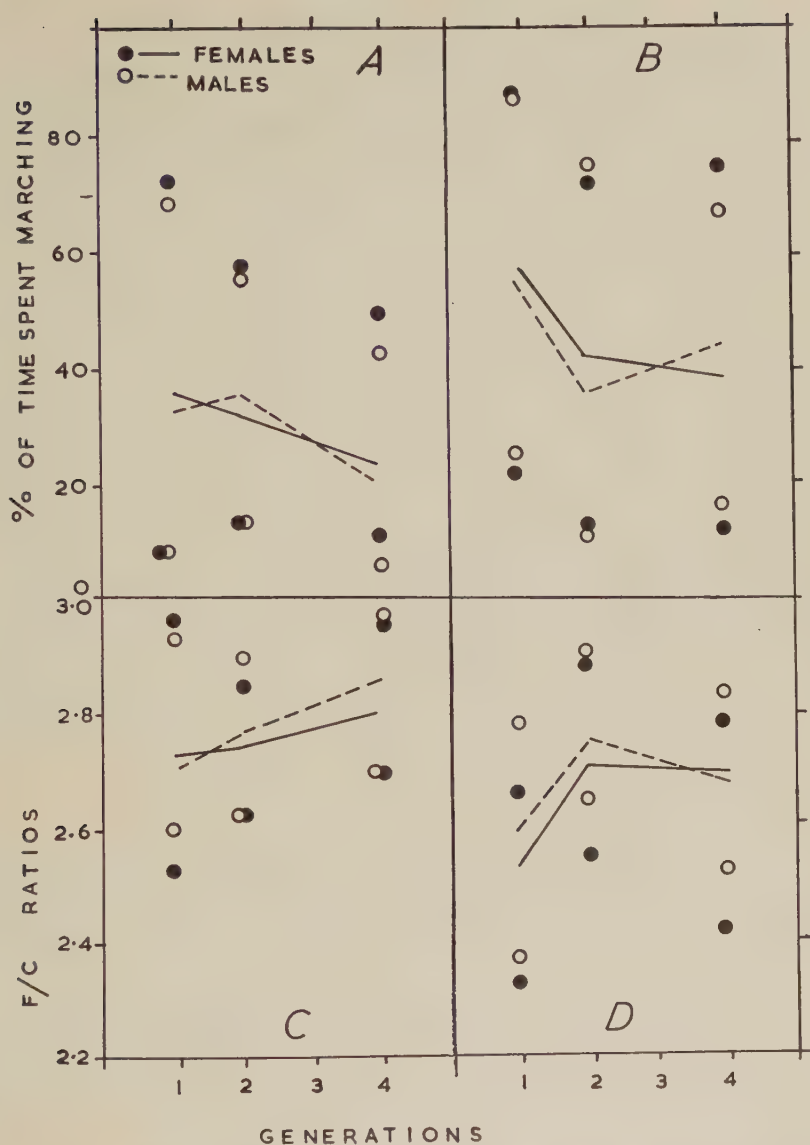


FIG. 1. — The influence of parental rearing conditions on F/C ratios and marching of offspring.

Starting with parents from a crowded line, parents were reared isolated for four generations. A and C, offspring reared isolated. B and D, offspring reared crowded. Circles show range of individual results, curves give average results.

parents were C adults. Pairing for this line was carried out so as to avoid close inbreeding.

All three types of parent were available at the same time and the experimental work occupied a period of four months.

On the whole, the offspring of isolated parents were paler at hatching

than those from crowded parents, but the different coloured hatchlings were not separated during these tests.

The average percentages of time spent marching, F/C ratios and colour classes are shown in table 3. For nymphs with C or  $S_3$  parents, those reared crowded marched significantly more of the time than those reared isolated; averages were 55% and 33%, 43% and 20% for males; 58% and 36%, 40% and 23% for females (table 3 and table 4 A,C). The results for these eight groups of nymphs also show that those from C parents marched for more of the time than those from  $S_3$  parents (table 4 D,E). That is, for these particular fourth instar nymphs, marching behaviour was determined both by the density at which they had themselves been reared and by the rearing density of the parental line.

The F/C ratios followed a similar pattern to the results for marching, remembering that the isolated nymphs have the higher ratios. Crowded nymphs from C parents gave averages of 2.59 for males and 2.53 for females. When reared in isolation the results were 2.72 for males and 2.73 for females. The corresponding values for nymphs with  $S_3$  parents were 2.70, 2.71, 2.87, and 2.80 (table 5 A,C,D,E).

If we now turn to the results for the nymphs from  $S_1$  parents we find that when reared crowded they behaved in a similar way and had similar F/C ratios to those reared isolated (table 3, table 4B, and table 5B). These results can be looked at in another way. When offspring were reared crowded, the nymphs from  $S_1$  and  $S_3$  parents were similar; marching averages were 36% and 43% for males, and 42% and 40% for females; F/C ratios averaged 2.75 and 2.70 for males, and 2.71 and 2.71 for females (table 4 F,G; table 5 F,G).

When the offspring were reared in isolation, nymphs from  $S_1$  parents behaved in a similar way to those from C parents; percentages of time spent marching averaged 33 and 34 for males, 36 and 32 for females; F/C ratios averaged 2.72 and 2.76 for males, 2.73 and 2.74 for females (table 4 H,I; table 5 H,I).

Figure 1 shows a series of graphs, illustrating marching behaviour and F/C ratios for offspring reared in the same way. In the case of the isolated nymphs, the experiment concerned a line of individuals that were reared isolated for four generations, having originated from a stock that had been repeatedly crowded. The first nymphs to be placed in isolation showed a very large drop in marching activity (c.f. results for the first generation in figure 1A and 1C). Continuing to rear this line of locusts in isolation resulted in further small reductions in marching activity with each generation (figure 1A). Turning to the F/C ratios (figure 1B), there was again a small shift towards the *solitaria* ratios with each generation spent in isolation. The range of results for each generation is of interest. The amount of variation for nymphs reared in isolation was less when the parents were  $S_1$  or  $S_3$  than when they were C parents (figure 1A and 1B; standard deviations in table 3). Further, some of the results for marching and F/C ratios for the nymphs from C parents



TABLE 5. — COMPARING F/C RATIOS FOR CROWDED OR ISOLATED NYMPHS OF VARYING PARENTAGE. FIGURES BASED ON TABLE 3.

	GROUPS COMPARED.		MALES.		FEMALES.	
			<i>t</i>	P	<i>t</i>	P
A	C parents	Crowded } Isolated } Nymphs	4.20639	less 0.01	6.81437	less 0.01
B	S <sub>1</sub> parents	Crowded } Isolated } Nymphs	0.20424	0.80-0.90	0.69282	0.50-0.40
C	S <sub>3</sub> parents	Crowded } Isolated } Nymphs	4.88716	less 0.01	2.80829	less 0.01
D	Crowded nymphs	C } S <sub>3</sub> } Parents	3.15697	less 0.01	6.74990	less 0.01
E	Isolated nymphs	C } S <sub>3</sub> } Parents	3.93614	less 0.01	1.91562	0.10-0.05
F	Crowded nymphs	S <sub>1</sub> } S <sub>3</sub> } Parents	1.54286	0.20-0.10	0.14432	0.90-0.80
G	Crowded nymphs	S <sub>1</sub> } C } Parents	4.82324	less 0.01	6.71952	less 0.01
H	Isolated nymphs	S <sub>1</sub> } C } Parents	0.94362	0.40-0.30	0.23809	0.90-0.80
I	Isolated nymphs	S <sub>1</sub> } S <sub>3</sub> } Parents	3.62700	less 0.01	1.87254	0.10-0.05

are higher and some are lower than those for nymphs from  $S_1$  parents. Thus, placing nymphs in a different social environment for the first time increased their morphological and behaviour variability at both ends of the range.

With the nymphs that were reared crowded the combination of the factors of isolation and crowding were more complicated. Parental rearing in isolation for only one generation made it impossible for the offspring, when reared crowded, to show the extreme gregarious marching, F/C ratios or nymphal colours (figure 1C and 1D and table 3, table 4 D,G and table 5 D,G). However, parental rearing in isolation for subsequent generations did not appreciably alter marching or F/C ratios further when the offspring were reared crowded (table 4F, table 5F). In this series, the amount of variation shown by the offspring of the various parents was similar (figure 1C and 1D; table 3).

The percentages of fourth instar nymphs per colour class (p. 23) are shown in table 3. When the offspring were reared crowded, there was a decrease in the percentage of gregariously coloured nymphs with each parental generation that had been reared in isolation. The difference was particularly great between nymphs from C and  $S_1$  parents. When the offspring were reared isolated there was a similar shift towards *solitaria* colours with each generation that the parental line had been reared isolated. In the case of female nymphs, isolated ones from  $S_1$  and  $S_3$  parents were similar. More will be said about this on pp. 35.

### *Correlations between phase characters.*

The percentage of time spent marching and F/C ratios tended to be influenced in a similar way by the various combinations of parental and nymphal rearing density. The data for the six nymphal groups were combined and in both males and females there was a significant correla-

TABLE 6. — CORRELATIONS BETWEEN MARCHING AND F/C RATIOS..

FACTORS CORRELATED.	SEX.	NO. NYMPHS.	CORRELATION COEFFICIENT.	REGRESSION EQUATIONS.	P
F/C ratios (Z) and marching (M)	Male	125	$0.41 \pm 0.08$	$Z = 2.71 - 0.0025 (M - 39.6)$ $M = 39.6 - 63.5 (Z - 2.71)$	less 0.001
F/C ratios (Z) and marching (M)	Female	115	$0.54 \pm 0.07$	$Z = 2.68 - 0.0034 (M - 40.0)$ $M = 40.0 - 86.9 (Z - 2.68)$	less 0.001

tion between F/C ratio and marching (table 6). This need not mean that correlations will exist under all conditions of varying rearing density. There also appeared to be a positive relationship between colour and F/C ratios, and colour and marching behaviour (table 7, table 8).

TABLE 7. — TABLE ILLUSTRATING THE RELATIONSHIP BETWEEN NYMPHAL COLOUR AND MARCHING. FIGURES ARE PERCENTAGES BASED ON 125 MALE AND 115 FEMALE NYMPHS.

PERCENTAGE OF TIME SPENT MARCHING.	COLOUR CLASSES.									
	Males.					Females.				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
0.1-30.0	2.4	2.4	6.4	20.0	49.6	2.6	0.9	0.9	21.7	10.4
30.1-60.0	12.8	6.4	5.6	16.0	2.4	9.6	3.5	4.3	18.5	10.4
60.1-90.0	8.0	2.4	2.4	3.2	0.0	9.6	2.6	1.7	1.7	1.7

TABLE 8. — TABLE ILLUSTRATING THE RELATIONSHIP BETWEEN NYMPHAL COLOUR AND F/C RATIOS. FIGURES ARE PERCENTAGES BASED ON 125 RESULTS FOR MALES AND 115 FOR FEMALES.

F/C RATIOS.	COLOUR CLASSES.									
	Males.					Females.				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
2.21-2.50	8.0	0.0	0.0	1.8	0.0	8.7	0.9	0.0	0.9	0.0
2.51-2.80	14.4	10.4	10.4	25.6	6.4	15.7	5.2	2.6	29.6	17.4
2.81-3.10	0.0	0.8	3.2	13.7	5.6	0.0	0.9	1.7	10.4	6.1

*Differences in marching, F/C ratios and colour related to sex.*

Although Key (1936) reported some differences in locust activity related to sex, on the whole there appears to be little reason for separating males and females when behaviour patterns like marching are considered (Ellis, 1951). The results discussed above (page 31) give further information on this point. If the percentages of time spent marching for males and females are compared, nymphs with the same parentage and rearing density behaved in the same way regardless of sex (table 9). On the whole, the ranges of results for the sexes were also similar (figure 1A and 1C).

TABLE 9. — COMPARING MARCHING AND F/C RATIOS FOR MALE AND FEMALE NYMPHS.  
DATA FROM TABLE 3.

PARENTS.	NYMPH REARING.	% TIME MARCHING.		F/C RATIO.	
		<i>t</i>	P	<i>t</i>	P
C	Crowded	0.57668	0.6-0.5	2.19824	0.05-0.02
S <sub>1</sub>	Crowded	0.90784	0.4-0.3	1.14118	0.2-0.1
S <sub>2</sub>	Crowded	0.60573	0.6-0.5	0.28194	0.8-0.7
C	Isolated	0.50641	0.7-0.6	0.12961	0.9-0.8
S <sub>1</sub>	Isolated	0.38787	0.7-0.6	0.66531	0.5-0.6
S <sub>2</sub>	Isolated	0.70647	0.5-0.4	2.16491	0.05-0.02

The F/C ratios present an interesting picture. In the two extreme groups, crowded nymphs from C parents and isolated nymphs from S<sub>2</sub> parents, the males gave a significantly higher ratio than the females (table 9). This is also usual in adults from the two extreme types of field population (Dirsh, 1951). In all the other groups, however, male and female fourth instar nymphs were similar (table 9). Taking the nymphs reared isolated (figure 1B), males and females from C parents had similar F/C ratios, but the differences in the ratios of the sexes became steadily larger with each successive generation reared in isolation. Higher F/C ratios in any one sex go with greater shift towards *solitaria*, so that



these results suggest that the female nymphs acquired *solitaria* ratios more rapidly than the males. For the offspring reared crowded the picture is more complicated (figure 1 D), but a tendency for the females to retain *solitaria* characteristics more readily than the males would explain the differences between the sexes in the various generations.

Table 3 shows that in crowded nymphs from C parents female nymphs gave the higher proportion of extreme *gregaria* colours. In all the other groups the male nymphs were more like *gregaria* (or less like *solitaria*) in colour than the females. This, as in the case of the F/C ratios, suggests that females respond more rapidly to rearing in isolation. Isolated females from S<sub>1</sub> and S<sub>3</sub> parents were rather similar in colour, suggesting that perhaps the females of this line were by the last generation as far towards *solitaria* as it was possible for them to be. The males may well have produced a further approach to the *solitaria* colours if they had been reared in isolation for a fifth generation. The work of Joly (1951) and Nickerson (1954, 1956) has shown that the nymphal colours are hormone controlled, so sex differences in rates of change would not be unexpected.

### Discussion.

Active marching is characteristic of swarming populations and of laboratory locusts reared in crowds. It is clear that the maximum amount of marching shown by a particular nymph under optimal conditions of temperature, lighting etc., is governed by the internal condition, or state, of the nymph concerned.

One of the most important factors contributing to the internal state of a nymph is undoubtedly its own rearing conditions. Only if it has been crowded with others does maximum marching develop. The mechanism by which this is brought about is unknown, but, since nymphs that have been reared isolated are capable of some marching under suitable conditions, it would appear that crowding alters behaviour in a quantitative rather than a qualitative way. Perhaps the mechanism is one of facilitation. As a result of continuous proximity to other locusts, the individual is more easily able to respond to the others, for active marching has been shown to depend to a large extent on optical and tactile inter-actions between nymphs (Ellis, 1953a).

Secondly, the colour of the nymphs at hatching appears to be related during the early instars to marching activity, dark hatchlings marching better than pale ones. Again the mechanisms behind this difference are unknown. Perhaps there are some differences in the optical systems of the two types of locust nymph, since marching partly depends on an opto-motor reaction (Uvarov, 1928; Ellis, 1953a). Alternatively, colour may be related to a fundamental difference in the activity of these two types of nymph. Whatever the reasons, the difference is only a transitory

one, for the nymphs own rearing conditions rapidly become the more important factor.

Thirdly, there is the influence of parental rearing conditions. Put in simple terms, the changes brought about by isolating the parents are handed on to the offspring, so that in the present experiments there was an accumulation of *solitaria* characteristics from generation to generation. This effect can be seen in offspring that are themselves either reared isolated or crowded, when allowance has been made for the fact that the nymph's own rearing conditions are always a very powerful factor. It would be interesting to know if the effects of crowding are also accumulated from generation to generation, starting with a line that has been isolated for many generations and then rearing them crowded. A further very interesting point is the relatively large response shown by the isolated nymphs from C parents, that is the first nymphs of the crowded line to be placed in isolation.

How is this effect of parental crowding handed on? Some form of non-genic inheritance would appear to be the simplest explanation and as far as marching is concerned, an inherited difference in spontaneous activity may be the crux of the problem (see Hunter-Jones, 1958). It might be argued that the two types of laboratory habitat (isolation or crowding) selected different genotypes. However, it is difficult to see how this could be brought about. A record kept of the deaths amongst nymphs reared in isolation shows that deaths were low and similar for the three groups with different parents (table 10). In crowded cages most of the deaths resulted from cannibalism at moulting time.

TABLE 10. — THE PERCENTAGE OF DEATHS IN NYMPHS REARED IN ISOLATION FROM BIRTH TO THE 4TH INSTAR.

PARENTAGE.	NUMBER OF NYMPHS.	% DEATHS.
Crowded	49	20.4
Solitary 1	38	23.7
Solitary 3	47	19.2

Finally, the accumulation of the *solitaria* characters (and presumably also those of *gregaria*) from generation to generation must be considered in relation to population dynamics and locust outbreaks. The behaviour potentialities will be different at the beginning of an outbreak than they will be at the end. At the beginning the nymphs will have *solitaria* characteristics so that the most severe crowding (which is presumably

forced on them under natural conditions by a patchy physical environment) will not immediately produce the maximum marching of which the species is capable. Similarly at the end of an outbreak, the nymphs will be strongly gregarious and several generations in isolation will be required before full *solitaria* behaviour is shown. During the course of an outbreak of *Locusta*, therefore, the development of the maximum swarming behaviour requires several consecutive generations at high density.

Although parental rearing density appears to influence marching behaviour independently of the factors related to hatchling colour, the two will tend to reinforce one another. Isolated parents produce far more pale hatchlings than crowded ones, so that their progeny will not only begin with reduced potentialities for marching due directly to the rearing conditions of the parents, but also due to those correlated with paleness in colour.

### Summary.

1. When *Locusta* nymphs are reared crowded they generally show a number of characteristics that are typical of swarm populations in the field, i.e. they march well, have low F/C ratios and are generally black and orange in colour in the later instars. Nymphs reared in isolation, on the other hand, show low marching activity, high F/C ratios and are generally green or fawn in colour. Thus, the nymphs' own rearing conditions profoundly affect these characters.

2. Newly hatched nymphs vary in colour from jet black to fawn. During the first and second instars, nymphs that were pale at hatching marched less than those that were dark. However, the nymphs' own rearing conditions rapidly became the more important factor, so that by the third instar, nymphs that were pale at hatching showed similar marching behaviour to those that were dark at hatching.

3. The experiments have shown that the rearing conditions of the parents and grandparents etc. also influence the expression of phase characters in the offspring and that in a line of locusts reared continuously in isolation there was an accumulation of the *solitaria* characters from generation to generation.

4. The various phase characters appear to be related in a general way, but F/C ratios show a more steady cumulative effect from generation to generation than marching or colour.

5. As regards both F/C ratios and colour, the results suggested that during isolation females vary towards *solitaria* more easily than males, while under conditions of crowding they retained *solitaria* morphometrics and colour longer than the males.

### Résumé.

1. Les larves de *Locusta* élevées en groupe possèdent habituellement plusieurs caractères qui sont typiques des populations grégaires dans la nature : elles marchent bien, les rapports F/C sont petits, et aux derniers stades, elles sont de couleur noire et orange. Par contre, les larves élevées en isolement marchent peu, les rapports F/C sont grands, et elles sont vertes ou beiges. Ainsi, les conditions d'élevage modifient profondément ces caractères.

2. La coloration des larves qui viennent d'éclore varie entre beige et noir-velouté. Les larves pâles à l'éclosion se déplacent moins aux stades I et II que celles de couleur noire. Mais les conditions d'élevage interviennent rapidement et, au troisième stade, les larves nées pâles marchent autant que les larves nées noires.

3. Les expériences ont montré aussi que la densité d'élevage des parents et des grands-parents a un effet sur les caractères phasaires des descendants ; dans une série de générations élevées continuellement en isolement, il y a une accumulation progressive des caractères de la phase *solitaria* d'une génération à l'autre.

4. Les caractères divers des phases semblent être liés de façon générale, mais le rapport F/C montre, de génération en génération, un effet cumulatif plus stable que l'activité ou que la couleur.

5. Les expériences relatives aux indices F/C et à la couleur indiquent que les femelles isolées deviennent *solitaria* plus facilement que les mâles ; cependant, les femelles en groupes retiennent leurs caractères morphométriques et la couleur de la phase *solitaria* plus longtemps que les mâles.

### Zusammenfassung.

1. In einer Gruppe aufgezogene Larven von *Locusta* haben, im allgemeinen, eine Anzahl von Merkmalen, welche typisch für Schwarmpopulationen im Freiland sind : die Larven marschieren gut, haben ein niederes F/C Verhältnis und sind gewöhnlich während der letzten Häutungsstadien schwarz und orange. Isoliert aufgezogene Larven zeigen dagegen eine geringe Marschaktivität, ein hohes F/C Verhältnis und sind gewöhnlich grün oder hellbraun. Die Aufzuchtbedingungen beeinflussen also nachhaltig diese Larvenmerkmale.

2. Frischgeschlüpfte Larven variieren in der Farbe von schwarz bis hellbraun. Während des 1. und 2. Stadiums marschierten ursprünglich hellfarbige Larven weniger als solche, die nach dem Schlüpfen dunkel waren. Bald jedoch wurden die spezifischen Aufzuchtbedingungen maßgebend und vom 3. Larvenstadium an zeigten beide ursprüngliche Farbvarietäten unter gleichen Bedingungen ein ähnliches Marschverhalten.

3. Experimente haben gezeigt, daß die Aufzuchtbedingungen vorher-



gehender Generationen ebenfalls einen Einfluß auf die Ausbildung von Phasenmerkmalen der Larven ausüben. Ein mehrere Generationen lang isoliert aufgezogener Stamm zeigte von Generation zu Generation eine Ansammlung von *solitaria*-Kennzeichen.

4. Die verschiedenen Phasenmerkmale scheinen miteinander in Beziehung zu stehen, jedoch hat das F/C Verhältnis eine nachhaltigere Wirkung im Laufe der Generationen als das Marschverhalten oder die Färbung.

5. Isolierte Weibchen variieren im F/C Verhältnis und in der Färbung mehr gegen die *solitaria*-Phase zu als die Männchen, während sie unter Bedingungen der Gruppenaufzucht die morphometrischen und Färbungsmerkmale der solitären Phase länger beibehalten als die Männchen.

## RÉFÉRENCES.

1955. ALBRECHT (F.-O.). — La densité des populations et la croissance chez *Schistocerca gregaria* Forsk. et *Nomadacris septemfasciata* Serv. ; la mue d'ajustement (*J. Agric. trop. Bot. appl.*, **2**, 109-192).
1956. ALBRECHT (F.-O.) et VERDIER (M.). — Le poids et le nombre d'ovarioles chez les larves nouveau-nées de *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. (*C. R. Acad. Sc., Paris*, **213**, 203-205).
1951. DIRSH (V. M.). — A new biometrical phase character in locusts (*Nature, Lond.*, **167**, 281-282).
1951. ELLIS (P. E.). — The marching behaviour of hoppers of the African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. and F.) in the laboratory (*Anti-Locust Bull.*, no. **7**, 46 p.). — 1953. Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. (*Behaviour*, **5**, 225-260). — 1953 a. The gregarious behaviour of marching *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. hoppers (*J. exp. Biol.*, **30**, 214-234).
1951. JOLY (P.). — Déterminisme endocrine de la pigmentation chez *Locusta migratoria* L. (*C. R. Soc. Biol., Paris*, **145**, 1362-1364).
1932. FAURE (J. C.). — The phases of locusts in South Africa (*Bull. ent. Res.*, **23**, 293-405).
1952. GUNN (D. L.) and HUNTER-JONES (P.). — Laboratory experiments on phase differences in locusts (*Anti-Locust Bull.*, no. **12**, 1-29).
1958. HUNTER-JONES (P.). — Laboratory studies on the inheritance of phase characters in locusts (*Anti-Locust Bull.*, no. **29**, 32 p.).
1956. KENNEDY (J. S.). — Phase transformation in locust biology (*Biol. Rev.*, **31**, 349-370).
1936. KEY (K. H. L.). — Experimental studies on locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. (*Bull. ent. Res.*, **27**, 399-422).
1951. MATTHÉE (J. J.). — The structure and physiology of the egg of *Locustana pardalina* Walk. (*Sci. Bull. Dep. Agric. S. Afr.*, no. **316**, 83 p.).
1954. NICKERSON (B.). — A possible endocrine mechanism controlling locust pigmentation (*Nature, Lond.*, **174**, 357-358). — 1956. Pigmentation of hoppers of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskol) in relation to phase coloration (*Anti-Locust Bull.*, no. **24**, 34 p.).
1921. UVAROV (B. P.). — A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus*, Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts (*Bull. ent. Res.*, **12**, 135-163). — 1928. *Locusts and Grasshoppers*, London, Imperial Bureau of Entomology, XIII + 352 p.



LA RECONSTRUCTION DU NID  
ET LES COORDINATIONS INTERINDIVIDUELLES  
CHEZ *BELlicosITERMES NATALENSIS*  
ET *CUBITERMES SP.*

LA THÉORIE DE LA STIGMERGIE :  
ESSAI D'INTERPRÉTATION  
DU COMPORTEMENT DES TERMITES CONSTRUCTEURS.

par Pierre-P. GRASSÉ

SOMMAIRE

I. — INTRODUCTION .....	41
II. — RECONSTRUCTION PAR LES <i>Cubitermes sp.</i> .....	43
1. La reconstruction proprement dite, p. 43. — 2. Le comportement en fonction du groupe, p. 46. — 3. Les conduites individuelles, p. 49. — 4. Les activités autres que la reconstruction, p. 51.	
III. — RECONSTRUCTION PAR <i>Bellicositermes natalensis</i> .....	53
IV. — MÉCANISME DE LA CORRÉLATION DES TACHES INDIVIDUELLES ET DE LA PRÉTENDUE RÉGULATION.....	57
1. <i>La phase d'incoordination</i> , p. 57. A. La situation stimulante, p. 57 ; B. Les activités incoordonnées, p. 59 ; C. La localisation des dépôts de terre, p. 60. — 2. <i>La phase de coordination</i> , p. 61. A. La densité critique des boulettes de terre et l'orientation du comportement, p. 61 ; B. La stigmergie et les stimulations simultanées, p. 62 ; C. Nature des stimuli agissant sur les constructeurs : les odeurs-formes, p. 66 ; D. La tendance à l'unité, p. 67 ; E. Rôle de la mémoire dans la construction, p. 67 ; F. Essai de synthèse, p. 68.	
V. — COMPORTEMENT DES TERMITES COMPARÉ A CELUI D'ANIMAUX SOLITAIRES.	73
VI. — CARACTÉRISTIQUES FONDAMENTALES DU COMPORTEMENT DES INSECTES SOCIAUX .....	76
VII. — AUTEURS CITÉS .....	80
LÉGENDES DES PLANCHES I A VII .....	81

*Introduction.*

Nombreux sont les Termites qui construisent des nids en terre ou en carton stercoral. Les uns élèvent leurs édifices au-dessus du sol, les autres les laissent enfouis dans la profondeur.

Certaines de leurs constructions passent par une succession de stades correspondant aux degrés du développement de la société ; tel est le cas de *Bellicositermes natalensis*, d'*Acanthotermes acanthothorax* et probablement de bien d'autres (Grassé et Noirot, 1951, c).

Apparemment, une œuvre aussi complexe et en même temps aussi unitaire que le nid de la plupart des Termites doit exiger pour sa réalisation un comportement collectif obéissant à des règles définies auxquelles les individus doivent se plier.

Comment les tâches individuelles se coordonnent-elles donc pour aboutir à une œuvre cohérente, unitaire et approximativement constante, dans sa forme et dans son volume ?

Dans un mémoire, paru en 1940, et qui, de par les difficultés du moment, passa inaperçu, j'ai posé le problème et rapporté les résultats d'une première analyse, réalisée en recourant à l'artifice de la reconstruction du nid par une population composée d'ouvriers et d'un couple royal.

Dans le présent travail, je présente d'autres résultats et propose une explication nouvelle de la coordination sociale au cours des travaux accomplis par les ouvriers. M'aidant des faits révélés par l'expérimentation, je propose aussi une interprétation générale du comportement des Insectes sociaux, en m'efforçant de dégager les caractéristiques fondamentales de celui-ci.

Observations et expériences ont été faites au cours d'une mission d'études en Afrique équatoriale, mission financée par la Fondation Singer-Polignac, à qui j'exprime ma vive et sincère gratitude.

Les expériences rapportées ici ont été effectuées dans des locaux mis aimablement à ma disposition par l'Institut de Recherches pour l'étude du coton et des textiles à Bambari (Oubangui).

\*  
\* \*

Les Termites, normalement lucifuges et sensibles aux moindres ébranlements mécaniques, sont d'une observation malaisée. Dans la nature, sauf à l'occasion de circonstances rares et heureuses, il est difficile de suivre et d'analyser leur comportement constructeur.

Mais si un groupe d'ouvriers est porté hors du nid, dans une enceinte close où des matériaux de construction sont mis à sa disposition, après un temps plus ou moins long, au cours duquel les animaux s'adaptent aux nouvelles conditions dans lesquelles ils sont placés et surmontent le trouble que provoque en eux un brusque changement de milieu, ils se mettent au travail et édifient un nid qui les replace dans des conditions analogues à celles de leur habitat naturel.

Nos premières expériences avaient porté, en Côte-d'Ivoire, sur deux espèces à reine très obèse, incapable de se déplacer, à savoir : *Cephalotermes rectangularis* et *Bellicositermes natalensis*, dont les matériaux de construction respectifs sont le mortier stercoral et la terre argileuse, voire l'argile pure.

Nos nouvelles recherches, en Oubangui, ont concerné encore le Termite du Natal et un *Cubitermes* à nid en forme de champignon, dont nous n'avons pas reconnu exactement l'espèce.

La reine des *Cubitermes*, physogastre à un degré moindre que celle des *Bellicositermes*, conserve assez de mobilité pour passer d'un point du nid à



un autre. Aucune cellule particulière n'est réservée à son usage exclusif, à la différence de ce qui existe dans les nids des *Cephalotermes* et des *Bellicositermes*.

## II. — RECONSTRUCTION PAR LES *CUBITERMES*

### 1° *La reconstruction proprement dite.*

Nous examinerons tout d'abord la reconstruction du nid par les *Cubitermes*. Afin de préciser les faits, nous décrirons l'une de nos expériences prise comme terme de référence.

7 h 20. — 350 ouvriers, 3 soldats, quelques larves à divers stades de développement, une reine très agile sont introduits dans une boîte de Petri de 19 cm de diamètre intérieur et de 3,5 cm de hauteur. Le fond du récipient est recouvert d'une couche d'humus, dont l'épaisseur varie entre 3 et 5 mm. La boîte est fermée par son couvercle transparent; l'observation est faite à *faible lumière*. Le changement de résidence effectué avec précaution n'a pas trop troublé les Insectes qui, fréquemment, se dandinent avec force. Quelques minutes après leur introduction dans la boîte de Petri, ils creusent de courtes galeries dans l'humus, mais ce travail est vite interrompu.

7 h 32. — Quelques ouvriers collent des boulettes de terre contre la paroi de verre verticale; ils les posent aussi haut qu'ils le peuvent, se dressant sur les pattes de derrière; certains grimpent sur des mottes de terre, comme pour fixer leur boulette le plus haut possible. De ce comportement, il résulte que les boulettes se disposent sur une ligne à peu près horizontale, ou plus exactement suivant une ligne parallèle à la surface de l'humus et en reproduit les accidents. Quelques boulettes sont pourtant déposées au-dessous de la ligne générale.

Le nombre des travailleurs est faible et n'excède pas quelques dizaines d'individus. Les autres ouvriers s'entre-lèchent fréquemment. La reine exerce une vive attraction sur les *Cubitermes* qui se trouvent dans son voisinage. Plusieurs, juchés sur son dos, se font transporter par elle; tandis que d'autres la lèchent avec vigueur. Le lèchage de la région ano-génitale est souvent interrompu et les individus qui l'ont pratiqué deviennent l'objet de sollicitations trophallactiques de la part de leurs congénères.

7 h 38. — Les travailleurs poursuivent leur tâche: chacun d'eux porte sa boulette de terre sans se soucier, apparemment, de ses voisins. A ce moment, aucune coordination ne se manifeste entre les tâches individuelles. Ce n'est qu'exceptionnellement que des boulettes sont posées côte à côte et, semble-t-il, fortuitement.

7 h 43. — C'est alors qu'on observe les premiers dépôts de boulettes sur des mottes de terre dressées, à des distances variables de la paroi de verre. Ils m'ont donné l'impression d'être faits au hasard; l'ouvrier place sa boulette ou s'efforce de la placer tout au sommet de la motte de terre.

Il arrive que sur une même motte plusieurs boulettes sont déposées ; du fait de la tendance que manifestent les ouvriers à les placer le plus haut possible, elles se superposent et très vite forment un pilier dressé.

Les piliers constituent, au moins pendant un temps, des centres attractifs à l'égard des travailleurs. Mais leur attraction n'est pas très forte, puisque des ouvriers se déchargent de leur boulette sur des mottes voisines des piliers et n'y reviennent plus.

8 h 08. — Le travail, dans le cas décrit ici, est surtout important du côté de la boîte tourné vers la lumière. Sur la paroi de verre verticale, les

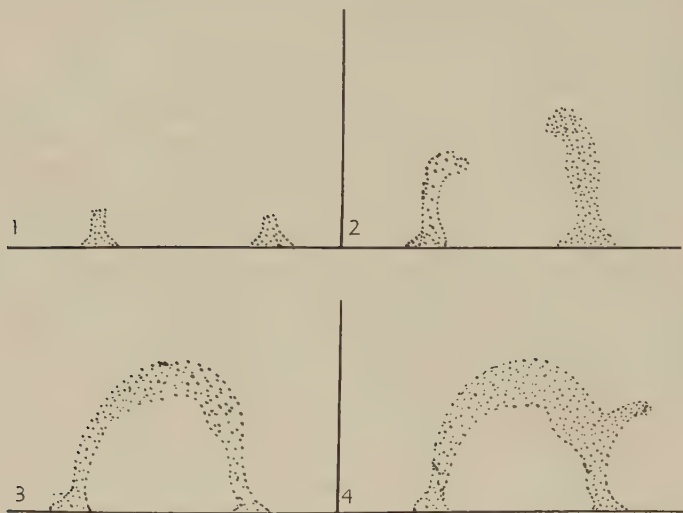


FIG. 1. — Schéma de la construction d'un arceau complet (4 états seulement sont représentés).

ouvriers continuent à coller des boulettes qui dessinent une ligne horizontale presque continue. C'est alors que des ouvriers, à partir de cette ligne, construisent une lame de boulettes à peu près perpendiculaire au plan vertical de la paroi de verre.

Les piliers, lorsqu'ils ont atteint une hauteur de 3 à 4 mm, se continuent à leur sommet par une lame ou feuille de forme à peu près conique ; ils donnent en petit l'image d'un parapluie retourné par le vent. Du bord supérieur du cône partent des lames de boulettes à direction à peu près horizontale.

Comme je l'ai décrit naguère pour les *Bellicositermes* et les *Cephalotermes*, les lames partant de piliers voisins vont l'une vers l'autre, s'unissent exactement et forment un arc ou une voûte (fig. 1). Les lames horizontales partant des piliers rejoignent de même les lames fixées à la paroi de verre verticale. De la sorte se constitue une zone couverte, de forme très irrégulière.

Au fur et à mesure que la construction avance, le nombre des travailleurs augmente et l'activité individuelle s'accroît. Dans un même temps

(4-5 min), le nombre des boulettes transportées par un même ouvrier s'élève de 3 à 5.

*Tout se passe comme si la maçonnerie effectuée, c'est-à-dire un amas de boulettes de terre imbibées de salive, constituait par elle-même un stimulus qui déclenche et en même temps oriente dans un sens déterminé les réactions des ouvriers.*

8 h 53. — Le travail du côté opposé à la lumière est important, mais il est bien mal exécuté. Plusieurs piliers sont érigés, mais les lames ou les branches qui partent de leur sommet tombent à la suite de mauvaises manœuvres effectuées par les maçons. La proportion des ouvriers au travail ne cesse d'augmenter.

Certains ouvriers, *sans hésitation*, placent leur boulette sur le bord d'une ouverture, située entre deux lames, ou au sommet d'une branche de jonction.

9 h 25. — La reine, jusqu'ici, n'a pas joué à l'égard des *Cubitermes* le rôle d'un stimulus à construire d'une façon déterminée. Toutefois, à 9 h 25, elle s'immobilise. Alors, de part et d'autre de son corps, des ouvriers construisent fébrilement ; ils utilisent directement les mottes de terre du voisinage pour dresser des piliers.

9 h 35. — De nombreux ouvriers élèvent des piliers un peu partout vers la région centrale de la boîte de Petri. Leur activité est très incoordonnée et ils abandonnent la tâche commencée.

9 h 40. — La reine reprend ses pérégrinations désordonnées, escortée de plusieurs ouvriers dont quelques-uns juchés sur son dos. Elle s'éloigne du lieu de la construction qui ne s'arrête pas pour autant et se poursuit sur le même rythme.

C'est alors que se manifeste une nouvelle sorte d'activité. De nombreux ouvriers « trottent » à la surface de l'humus ; ils se placent les uns derrière les autres, à la queue leu leu (cf. carrousel des *Bellicositermes*) et suivent toujours la même piste qui décrit à peu près les deux tiers d'un cercle, partant du chantier nord (côté lumière), pour aboutir vers le sud-ouest à un chantier de faible activité. Le manège se fait dans les deux sens (voir aussi la figure 3 qui concerne un autre groupe d'ouvriers).

9 h 45. — L'activité de construction devient de plus en plus intense, et le nombre des ouvriers au travail s'est beaucoup accru, il dépasse maintenant celui des oisifs.

Même à cette heure, une indécision se manifeste encore dans certains comportements individuels. Ainsi quelques ouvriers tenant une boulette de terre dans la bouche lèvent la tête qu'ils agitent en tous sens, comme s'ils exploraient l'air environnant. Puis, ils se déplacent, vont d'un pilier à un autre, hésitent et finalement collent leur boulette au sommet d'un pilier.

11 h 40. — La partie nord de la boîte de Petri est complètement recouverte. La piste est bordée de piliers ; la construction se poursuit activement sur ses côtés.

14 h 30. — Le travail est presque complètement suspendu. La piste

est alors recouverte sur une longueur de 8 cm à partir de la construction nord.

Des reconstructions ont été suivies pendant plusieurs jours. Au fur et à mesure que le nid se bâtit, la cohésion entre ses diverses parties augmente. Il tend à devenir un tout. Tout d'abord, de larges galeries couvertes relient les

constructions séparées à l'origine, puis des alvéoles sont édifiés sur les toits des différentes constructions, et entre celles-ci. S'accroissant en épaisseur et en surface, le nid forme finalement une unité parfaite.

L'unification des ébauches devient totale dans les grandes populations ; elle peut n'être que partielle dans les petites. Certaines ébauches sont alors abandonnées et demeurent hors du nid, qui n'englobe qu'un groupe d'ébauches (fig. 2). Mais, à cela près, l'unité est finalement réalisée, c'est-à-dire que la société est une, et qu'un *seul* nid abrite *tous* les individus déposés dans le récipient.

Lorsque l'unité du nid est établie, les *Cubitermes* déblaient et creusent leurs galeries de cheminement

jusqu'à ce qu'elles atteignent le fond en verre. Ils procèdent au renforcement de leurs constructions, mais à un degré moindre que les *Bellicositermes*.

## 2° Le comportement en fonction du groupe.

Tous les Termites introduits dans la boîte de Petri ne participent pas d'emblée au travail de construction ; la proportion des bâtisseurs est plus faible chez les *Cubitermes* que chez les *Bellicositermes*. D'une société à une autre, l'activité varie. Un nid de nos *Cubitermes* l'emportait de beaucoup sur les autres par son ardeur au travail.



FIG. 2. — *Cubitermes* sp. Schéma des constructions : en traits pleins, 14 heures après l'installation dans une boîte de Petri mesurant 19 cm de diamètre et 3,5 cm de hauteur ; en traits pointillés, 15 h 23 après l'installation.

L, point de jonction de deux lames presque horizontales ; la construction s'est localisée dans la zone désignée par L et qui comprenait deux grosses ébauches, l'une à partir de la paroi verticale (lame oblique), l'autre à partir de piliers. Les ébauches A, B, C, D, E ont été abandonnées (sauf une languette partant d'un pilier qui a été assez fortement allongée) et n'ont pas été incorporées dans la construction définitive.



Au fur et à mesure que la construction prend corps, le nombre des ouvriers à l'œuvre augmente et l'activité de tous s'accroît. Une « contagion de l'ouvrage » est un fait indéniable. C'est un *effet de groupe* très marqué, qui s'apparente à la facilitation sociale, mentionnée par de nombreux auteurs à propos d'activités variées.

Comment le nombre conditionne-t-il le travail ? Afin de nous en rendre compte, nous avons placé des groupes d'ouvriers de *Cubitermes* dans de petites boîtes de Petri, dont le fond était recouvert d'une couche d'humus ; ces groupes se composaient de 2, 5 ou 10 ouvriers pris au hasard, mais en parfaite santé. L'entrée en activité, en général, se produisait beaucoup plus tardivement qu'avec les groupes comptant quelques centaines d'individus, et le travail était lent.

Le groupe de 10 individus, six heures et demie après son introduction dans la boîte de Petri, a amorcé une petite lame insérée sur la paroi de verre ; au bout de ce même laps de temps, le groupe de 5 individus a collé seulement des boulettes à la paroi verticale ; le groupe de 2 a fait de même, mais les boulettes y sont en plus petit nombre.

Au bout de quatorze heures, le groupe de 10 a édifié une lame de terre, horizontale et courte, à partir de la ligne de boulettes collées à la paroi de verre. Au bout du même temps, les groupes de 5 et de 2 individus n'ont rien fait de nouveau ; les Insectes se tiennent au contact les uns des autres (réaction thigmotropique).

Trente-neuf heures après le début de l'expérience, le groupe de 10 a légèrement accru la lame horizontale, qu'il a partiellement soudée au couvercle de verre.

Les groupes de 2 n'ont pas collé de nouvelles boulettes de terre à la paroi de la boîte, mais les ouvriers sont vus creusant des trous dans l'humus. Les groupes de 5 n'ont rien construit, bien que le nombre des boulettes collées à la paroi ait légèrement augmenté, mais ils ont creusé plusieurs puits le long de la paroi de verre ainsi qu'une courte galerie partant du fond des puits.

Ainsi, tous les ouvriers mis dans les boîtes ont fait preuve d'une certaine activité constructive. Les groupes de 2 et de 5 se sont bornés à coller des boulettes de terre aux parois verticales de la boîte de Petri ; les groupes de 10 ont ébauché une lame horizontale fixée à une ligne de boulettes déposées sur la paroi verticale. Dans tous ces petits groupes, l'activité a été discontinue et désordonnée ; les ouvriers faisant entre deux dépôts de boulettes des essais de forage.

Divers essais nous ont appris qu'un groupe comptant au moins 50 individus parvient à un nid cohérent ; au-dessous de ce nombre, l'œuvre sera commencée, mais n'aboutira pas, s'arrêtant en cours d'exécution. Il ne semble pas que les petits groupes échouent parce que leur capacité de travail est trop faible. Leur échec tient à une stimulation sociale insuffisante ; les Insectes deviennent apathiques et, progressivement, ne travaillent que de temps en temps ; la discontinuité des tâches s'accompagne d'une baisse de l'incitation à l'action.

*Le Termite isolé peut forer une galerie, déposer quelques boulettes de terre mais ne construit pas pour des raisons exposées plus loin.*

Les groupes de 100 ouvriers, même dépourvus de reines, se sont montrés parfaitement capables de reconstruire un nid unitaire (fig. 3).

Il est un fait qui nous a vivement frappé, au départ des constructions, le nombre des ouvriers ne participant pas activement à la construction est élevé, allant du quart à la moitié de la population. On acquiert ainsi la certitude que tous les ouvriers n'ont pas les mêmes facultés de réagir à la nouvelle situation dans laquelle ils se trouvent placés.

A quoi tient la non-participation de ces ouvriers au travail ? Se souvenant des phases de comportement décrites par Deleurance chez les *Polistes* (1957), on imagine volontiers qu'il s'agit d'individus ne se trouvant pas dans une phase de comportement constructeur. Une telle explication est erronée.

En effet, tel individu qui, pendant une demi-heure, déambule sur le fond de la boîte de Petri, lisse ses antennes, fait des avances trophallactiques à ses congénères, etc., finit par travailler à la construction et maçonner normalement. Il semble s'agir de sujets moins sensibles que les autres à la stimulation périphérique.

L'action stimulante du groupe au travail sur l'individu est manifeste. On constate :

1° Que le nombre des travailleurs

au fur et à mesure que la construction avance augmente ;

2° Que l'activité individuelle s'accroît d'autant plus que les individus au travail sont plus nombreux.

Effet de groupe, stimulation sociale ? Comme on voudra.

Au départ des expériences, le groupe le plus actif est aussi le plus nombreux. Ici encore, tout semble dépendre de la stimulation causée par les boulettes de terre malaxée. Dans les groupes populeux, d'emblée le nombre des boulettes déposées est grand, la stimulation des travailleurs et des non-travailleurs s'en trouve d'autant plus forte et l'incitation à maçonner d'autant plus efficace.

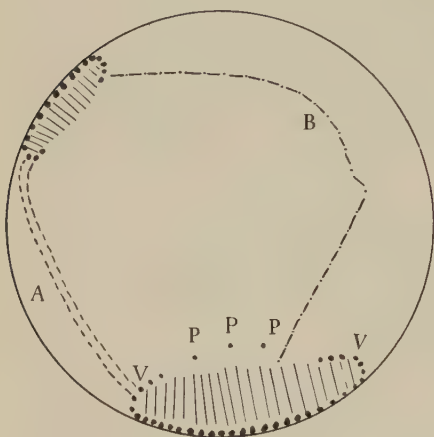


FIG. 3. — *Cubitermes* sp. Reconstruction du nid par un groupe de 100 individus dans une boîte de Petri de 10 cm de diamètre à fond recouvert d'une mince couche d'humus, 5 heures après l'installation.

La construction a été commencée en 2 chantiers distincts. Dans celui du bas (sud), les ouvriers ont d'abord aligné des boulettes contre la paroi verticale, sur lesquelles ils ont inséré une lame à peine inclinée vers le haut (lignes parallèles) ; des deux côtés, une cloison partie du substrat (V) s'est élevée vers la lame formant toit ; 3 piliers (P) ont été ébauchés, puis abandonnés. L'abri (surface couverte de lignes parallèles) a été fermé ultérieurement. Une communication s'est établie assez tôt entre l'abri du sud et l'abri du nord-ouest, par une galerie souterraine A et une piste superficielle B (voir aussi le texte p. 45).

### 3<sup>o</sup> *Les conduites individuelles.*

L'observation minutieuse d'individus marqués nous a révélé des faits intéressants relativement à la séquence des actes accomplis. Voici quelques notes extraites de notre cahier d'expériences : un ouvrier est marqué d'une petite tache de couleur à 8 h 50 ; le contact de la peinture l'excite ; il manifeste une motricité désordonnée et court en tous sens ; mais, trois minutes plus tard, à 8 h 53, il est calmé et il lèche un de ses congénères.

A 8 h 54, il se met à creuser dans un trou ébauché et abandonné par d'autres ouvriers ; avec la terre prise au fond du trou, il malaxe des boulettes qu'il dépose çà et là autour de l'orifice, isolément et non les unes sur les autres.

A 8 h 57, il quitte le trou, rencontre un autre ouvrier dont il lèche la tête et les antennes. Puis, il erre pendant une minute et se remet à creuser dans une autre cavité, où six ouvriers travaillent déjà.

A 9 h 01, il quitte le trou, portant dans la bouche une boulette de terre ; il déambule pendant une vingtaine de secondes et colle sa boulette sur la paroi de verre verticale. Durant plusieurs minutes, l'ouvrier marche çà et là et tente de creuser l'humus en divers points.

A 9 h 09, il s'intègre à un groupe qui creuse et maçonne près de la paroi de verre.

A 9 h 11, il prend une boulette et va la déposer loin du chantier à l'extrémité diamétralement opposée de la boîte de Petri.

A 9 h 13 et à 9 h 16, deux séances de léchage réciproque avec des congénères.

A 9 h 17, il s'incorpore au principal chantier qui s'est constitué pendant que notre ouvrier se conduisait comme il vient d'être dit. Pendant dix minutes, il demeure sur le chantier, se déplaçant peu ; il creuse, prend de la terre et dépose ses boulettes sur une lame, à peu près horizontale, fixée à la paroi verticale de la boîte de Petri.

A 9 h 23, il quitte le chantier et va déposer sa boulette loin de celui-ci. Après une dizaine de minutes d'une activité désordonnée, il rejoint le chantier et il y travaille jusqu'à 9 h 46. C'est alors qu'il quitte le groupe et y revient après avoir fait le tour de la boîte. A ce moment, il entame une longue séance de léchage avec des compagnons qui, sur le chantier, s'étaient arrêtés de travailler et s'entreléchaient.

Cette observation, confirmée dans ses grandes lignes par d'autres, apprend :

1<sup>o</sup> Que les activités de l'ouvrier, au début de la reconstruction, sont extrêmement décousues et variées ;

2<sup>o</sup> Que l'ouvrier ne s'incorpore que momentanément à un groupe au travail ;

3<sup>o</sup> Qu'il est apte à plusieurs travaux : forage, maçonnerie ;

4<sup>o</sup> Que ses activités d'exploration et de léchage demeurent importantes ;

5<sup>o</sup> Que des pauses, avec immobilité de l'individu, coupent l'activité



en tronçons de durée inégale. Tel ouvrier construisant sur un chantier en compagnie de plusieurs congénères, après avoir déposé sa boulette reste immobile, souvent de longues minutes sur le chantier même ; alors que ses compagnons continuent à s'agiter autour de lui. L'activité déambulatoire, comme le travail, est entrecoupée de périodes de repos d'une durée variable : 2, 5, 8 minutes ;

6° Qu'au départ l'activité de l'ouvrier n'est nullement dirigée et a tous les caractères d'une réaction, non orientée, à une somme de stimuli (situation stimulante) en rapport avec le changement de milieu et des conditions sociales.

L'observation portant sur des individus isolés nous a permis de constater que *les constructeurs ne travaillent pas en équipes ayant une constitution définie et stable*. Ainsi le groupe qui construit sur un chantier délimité (3 à 4 piliers, une lame de terre, par exemple), n'a pas de stabilité, il accepte tout nouveau venu qui dépose son fardeau. D'ordinaire, l'ouvrier revient à plusieurs reprises sur le même lieu de travail, mais, au bout d'un certain temps, il s'en éloignera et ira construire ou creuser ailleurs. C'est, selon nous, un des traits les plus caractéristiques de la reconstruction. De prime abord, il peut paraître qu'un tel degré de liberté individuelle s'oppose à la coordination des tâches individuelles. Il n'en est rien, puisque, finalement, le nid est réussi et a une structure unitaire. Nous pensons pouvoir donner de cela une explication satisfaisante.

Le forage est une activité en soi ; c'est-à-dire qu'il n'est pas exclusivement en rapport avec l'extraction de matériaux de construction. Des ouvriers sont souvent vus creusant une galerie sans utiliser les déblais à la maçonnerie.

D'un individu à un autre, le comportement varie dans le détail. Voici quelques-unes des variations que nous avons observées.

Les matériaux utilisés par les ouvriers sont pris par les mandibules, mais ils sont roulés, triturés plus ou moins longtemps entre les pièces buccales, parfois profondément engagés dans le cibarium. L'adhésivité des boulettes malaxées est très grande ; le moindre contact de l'une avec l'autre assure un collage relativement fort.

Quand l'ouvrier dépose son matériau sur le chantier, il ne se comporte pas toujours de la même manière. Il se contente, le plus souvent, de l'insérer entre des boulettes déjà mises en place, ou de les coller à celles-ci. D'autres fois, il appuie fortement sa boulette contre la partie déjà maçonnée, en balançant la tête de droite à gauche et vice versa.

Les matériaux d'un pilier, d'une cloison, d'une lame sont souvent repris par un ouvrier qui, alors, se saisit non d'une boulette mais d'une masse de 4, 5 ou 6 boulettes, le tout beaucoup plus volumineux que sa propre tête. Il nous a paru qu'un tel travail a généralement pour effet de régulariser la partie construite.

L'ouvrier qui vient de déposer une boulette ne repart pas toujours immédiatement en quérir une autre. Il demeure sur le chantier ; ici, il lisse un pan de muraille, le fût d'un pilier ; là, il arrache une boulette et



la dépose ailleurs. Parfois, débarrassé de son mortier, il rapproche des boulettes et régularise les matériaux du voisinage.

Si les ouvriers marquent généralement quelque hésitation sur le choix du point où ils déposeront leur mortier, il n'est point rare d'en observer qui, d'emblée, insèrent leur boulette dans un espace resté libre au sein d'une construction, sans tâtonnement et sans contact des antennes avec la maçonnerie.

En général, les ouvriers n'effectuent pas beaucoup de transports à longue distance. Pour analyser avec plus de précision le travail des ouvriers, nous avons mis à leur disposition des matériaux diversement colorés (argiles rouge et ocre, kaolinite micacée blanchâtre, humus noir). Les matériaux de chaque couleur sont utilisés presque sur place. Les mélanges de matériaux sont plutôt rares et peu importants. C'est surtout l'argile rouge qui a eu la faveur des constructeurs.

Les *Cubitermes*, Termites humivores, sont dotés d'un long et vaste intestin postérieur plein d'une pâte stercorale fluide, qu'ils utilisent comme matériaux de construction. De temps en temps, un ouvrier, qu'il vienne ou non de maçonner, effectue un demi-tour sur lui-même, approche la pointe de son abdomen du sommet d'un pilier, ou du bord d'une lame en construction et fait sourdre de son anus une goutte de pâte fécale, laquelle s'incorpore à la bâtisse tout comme une boulette de terre imbibée de salive. C'est avec dextérité que les *Cubitermes* utilisent les matières fécales.

La précision de leur comportement fait supposer que l'extrémité postérieure de l'abdomen porte des tangorécepteurs et peut-être des chimiorécepteurs, lesquels informent l'Insecte et guident automatiquement ses actes.

#### 4<sup>e</sup> Les activités autres que la reconstruction.

Les antennes des ouvriers s'agitent continuellement et cela sans toucher obligatoirement les objets environnants. L'amplitude et le rythme des mouvements varient. L'une augmente et l'autre se précipite dans les moments de grand travail.

Le léchage entre individus est une pratique courante. Les ouvriers et les nymphes du dernier stade s'adonnent à lui. Les soldats ont été vus léchés par leurs compagnons ; nous ne les avons pas observés léchant un autre individu ; ils paraissent avoir perdu ce comportement avec bien d'autres. Les nymphes du dernier âge ont été surprises, plusieurs fois, s'entreléchant.

Tel ouvrier qui quitte un chantier rencontre un compagnon ; il lui frotte les antennes ; celui-ci répond à ces attouchements par les mêmes attouchements ; le léchage commence généralement après ce préambule, après la prise de contact par les antennes (Pl. I et II).

Le léchage, bien souvent, est pratiqué non plus par une paire, mais par des groupes de trois et même cinq individus (fig. 3, Pl. II). En général,

l'un des individus est passif, il se laisse lécher. Moins fréquemment, le léchage est mutuel.

Les échanges trophallactiques se continuent même au plus fort de la construction. Les deux ouvriers se mettent face contre face, les bouches se placent à peu près perpendiculairement l'une par rapport à l'autre et les pièces buccales s'entrecroisent profondément ; on voit sourdre, entre les mandibules de l'un, une grosse goutte d'un liquide hyalin que l'autre aspire (Pl. I et II). Cette attitude est différente de celle que prennent les individus s'entreléchant les pièces buccales. Les ouvriers qui ont léché la région anovulvaire de la reine sont l'objet de sollicitations trophallactiques de la part des compagnons qu'ils rencontrent au cours de leurs pérégrinations. Parfois, quatre, cinq ouvriers sollicitent de la salive à un ouvrier ayant léché la reine ; naturellement, il ne peut les satisfaire tous à la fois.

Les nymphes du dernier âge pratiquent entre elles le léchage et parfois transportent entre leurs mandibules une larve plus jeune qu'elles. Elles sont bien moins actives que les ouvriers. Je ne les ai jamais vues maçonnant ou creusant.

Les ouvriers de temps en temps donnent, à la becquée, une goutte de salive aux larves (fig. 1, Pl. I, *trl*).

La reine reste toujours attractive à l'égard des ouvriers, alors que la construction bat son plein. Quand elle se déplace, plusieurs ouvriers l'escortent, certains juchés sur son dos. Ce ne sont pas toujours les mêmes individus qui la suivent ; ici, comme sur les chantiers, la composition du groupe varie au gré des arrivées et des départs des ouvriers (Pl. I et II).

Si la région anovulvaire de la reine est la plus attractive, elle n'est point seule à être léchée ; tout le corps, tête et pièces buccales, sont très fréquemment et énergiquement léchés.

Tandis que la construction avance, des ouvriers n'en continuent pas moins à s'occuper de la reine qui pond à intervalles réguliers. L'œuf met quelques dizaines de secondes pour sortir de la vulve. Parfois, un ouvrier s'en saisit entre les mandibules, avant qu'il ne soit complètement dégagé ; parfois, l'œuf libéré se colle à la marge de l'orifice génital, où il demeure de vingt à trente secondes, avant d'être enlevé par le premier ouvrier arrivant à son contact ; des ouvriers situés à quelques millimètres de lui n'avaient pas réagi à sa sortie. L'ouvrier enfonce l'œuf profondément dans sa cavité buccale, si profondément même que l'on a souvent l'impression qu'il l'avale. Il le tourne et le retourne dans la bouche pendant près d'une minute ; ensuite, il s'éloigne de la reine et dépose l'œuf dans une petite cavité du sol ; la promenade avec l'œuf en bouche dure, non rarement, plusieurs minutes.

Les cadavres de congénères sont parfois dévorés, tandis que la construction se poursuit. En fait, ce cannibalisme n'a rien de surprenant, sauf quant à son moment, puisqu'il est d'une pratique courante. Toute termitière bien portante, comme j'ai eu l'occasion de l'écrire dans des publications antérieures, dévore, normalement, ses cadavres ; ne rien laisser perdre, telle est la règle de la termitière.

### III. — RECONSTRUCTION PAR *BELLICOSITERMES NATALENSIS*

Nous avons repris, sur *Bellicositermes natalensis*, l'expérience de la reconstruction du nid en présence de la reine.

Une reine de belle taille (9 cm de long) accompagnée des habitants de deux cellules royales (1) est introduite dans une boîte de Petri mesurant 25 cm de diamètre et 4 cm de hauteur. La population se compose de plusieurs centaines de petits ouvriers, de quelques centaines de grands ouvriers, de plusieurs dizaines de petits soldats et de la reine. Elle compte, au total, plus de 1 200 individus.

Les Insectes disposent de plusieurs tas d'une argile presque molle, de fragments de meules ; un tampon d'ouate hydrophile imbibé d'eau maintient le degré hygrométrique à un niveau élevé. La boîte de Petri est fermée par son couvercle.

10 h 10. — Installation de la société. Un trouble intense, qui se manifeste par une agitation désordonnée, dure une vingtaine de minutes, puis diminue peu à peu.

10 h 50. — 17 piliers sont disposés selon une ellipse autour de la reine. De l'arête supérieure d'un tas d'argile situé à gauche et en avant de la reine, un fort groupe d'ouvriers commence la construction d'une feuille (placard) d'argile (2) qui se dirige vers l'arrière, parallèlement au flanc gauche de la reine. Cette feuille est à environ 3 ou 4 mm au-dessus du sol et parallèle à lui. La photographie 6 de la planche III a été prise à 11 h 28.

11 h 34. — Le premier pilier posé près de la reine est prolongé à son sommet par une lamelle oblique, tournée vers celle-ci. Sur la droite, faisant le pendant à la construction de gauche et partant du tas d'argile, une feuille maçonnée épouse grossièrement le contour avant de la reine et mesure à ce moment 35 mm de long. Du bord libre de cette feuille, des ouvriers se penchent vers la reine, se dressent sur les pattes moyennes et postérieures et parviennent à la tâter de leurs pièces buccales.

11 h 39. — De presque tous les piliers disposés autour de la reine partent des lamelles ou poutrelles de boulettes d'argile tournées vers l'énorme femelle.

En même temps, un chantier de construction où s'activent 600 à 700 ouvriers surexcités s'est ouvert au-dessus même du tas d'argile, qui,

(1) Les populations mélangées de Termites du Natal ne montrent aucune hostilité, l'une à l'égard de l'autre. La reine est « adoptée » instantanément par tous les ouvriers présents. Il n'y a pas d'incompatibilité intraspécifique. La tolérance cesse dès qu'il s'agit d'individus d'espèces différentes. La bataille, jusqu'à ce que mort s'en suive, est la règle ; ainsi des ouvriers et soldats de *Microcerotermes parvus*, dont le nid s'étendait jusque dans le socle du « champignons » d'un de nos *Cubitermes*, étaient impitoyablement tués par les ouvriers de ce dernier, dès qu'ils étaient mis en présence.

(2) Ce « placard » est une feuille faite de boulettes d'argile du même type que celui que construisent les ouvriers de *Bellicositermes* autour des pièces de bois qu'ils rongent.



en moins d'une heure, sera recouvert d'une feuille d'argile. Le tas d'argile étant au contact de la paroi verticale du récipient, ce sont les boulettes déposées en ligne sur celles-ci qui ont servi de point de départ à la lame de recouvrement.

11 h 46. — Les travées et lames partant des piliers sont déjà très accrues ; tandis qu'aucun ouvrier ne travaille aux piliers éloignés de la tête de la reine. Pendant la durée du travail, des ouvriers presque sans arrêt lèchent avec avidité la région anovulvaire de la reine ; de l'anus sourt un liquide légèrement opalescent. Mais ce ne sont pas toujours les mêmes qui se livrent à cette besogne ; *l'un d'entre eux venant de la quitter s'empare d'une boulette de terre et la dépose sur un pilier.*

La reine, de plus en plus, attire autour d'elle les ouvriers au travail. La photographie 17, planche III a été prise à 12 h 02.

12 h 12. — La construction se poursuit sur le même rythme rapide. Le placard gauche de recouvrement a beaucoup progressé vers l'arrière. Les ouvriers se juchant sur les pattes, parfois seulement sur les postérieures, se portent du haut des murailles vers la reine, qu'ils lèchent ou qu'ils tâtent des antennes.

Sur plusieurs piliers, un seul ouvrier est au travail et pose ses boulettes toujours en direction de la reine (double stimulation, voir page 59).

A partir de ce moment, les œufs sont enlevés au fur et à mesure qu'ils sortent de la vulve et ne s'agglomèrent pas. Comme précédemment, des ouvriers lèchent l'extrémité postérieure de la reine, cependant, aucune scène de trophallaxie ne s'observe.

13 h 35. — Les piliers 5 et 6, à gauche de la reine, ont été unis par deux arches latérales partant de leurs sommets ; l'espace délimité par les deux piliers verticaux et les deux arches n'est pas encore en cours de remplissage. Sur le côté interne des arches part une lame d'argile oblique.

Un nouveau pilier est posé à 1,5 cm de l'extrémité postérieure de la reine. Les ouvriers sur les bords des lames d'argile, auprès de la reine même lorsqu'ils ne peuvent la lécher, la tâtent longuement de leurs antennes. La photographie 8, planche IV, a été prise à 13 h 33.

13 h 40. — L'activité constructrice augmente, devient fébrile. L'ellipse des piliers est à peu près complète. Entre elle et un tas d'argile situé derrière la reine, les ouvriers élèvent un pilier à gauche et un pilier à droite, première ébauche d'un couloir qui reliera la cellule royale à la construction placée sur l'amas de matériaux plastiques.

13 h 48. — Les piliers du côté gauche de la cellule royale unis les uns aux autres par une lame d'argile sont renforcés extérieurement par des sortes de contreforts au nombre de cinq. Le dernier pilier postérieur de droite qui s'était effondré sous le poids des maçons est reconstruit ; il en part une arche latérale et une arche tournée vers la reine. Tous les piliers de droite sont unis à leur tour, par une muraille basse et continue. Constamment des ouvriers s'accrochent au bord de ladite muraille et beaucoup en position renversée, comme s'ils jaugeaient la distance séparant la muraille de la reine.



La cellule royale, maintenant bien ébauchée, est reliée, à l'avant et à l'arrière, aux « chambres » édifiées sur les amas de matériaux plastiques par des couloirs qui y aboutissent. Dès ce moment, au-dessus des feuilles d'argile ou placards recouvrant ces amas, les ouvriers amorcent la construction d'alvéoles, en posant çà et là des piliers, évasés vers le haut et d'où ultérieurement partiront des lames verticales formant cloisons et des lames obliques formant plafond.

13 h 55. — Il ne reste plus dans l'enceinte elliptique que quatre piliers isolés, situés en arrière et sur le côté droit de la reine. Les fragments de meule à champignons commencent à être recouverts d'une feuille d'argile et tendent ainsi à être incorporés au nouveau nid.

13 h 58. — Le couloir allant de la cellule royale à la bâtisse sud s'élève sur le tas de matériaux, deux paires de piliers le jalonnent et sont prises dans une muraille, continue latéralement et, en haut, inclinée vers le dedans.

On n'observe alors, au travail, que des petits ouvriers. Plusieurs des constructeurs de la cellule royale se penchent vers la reine ; certains tombent sur elle où ils ne parviennent pas à se maintenir et roulent à terre. Ils la lèchent avec frénésie. L'attitude de jaugeage exprime fort vraisemblablement une tentative pour atteindre et lécher la reine. On a l'impression que les ouvriers sont alors en proie à un conflit de stimulations, l'une les poussant à maçonner, l'autre à lécher la reine.

14 h 04. — Un petit pilier est adjoint au pilier le plus postérieur de gauche. La tête et la partie antérieure de l'abdomen de la reine sont maintenant cachées par le toit.

14 h 08. — Dix ouvriers travaillent à la fois sur le faite de la muraille de la cellule royale et le couloir postérieur de communication.

14 h 40. — La muraille de la cellule en continuité avec celle de ce couloir donne insertion à un plafond qui recouvre déjà la pointe postérieure de la reine. La muraille du côté droit et postérieur de la cellule royale présente encore des vides entre les piliers. Les ouvriers travaillent à accroître le plafond, à recouvrir la reine. Plusieurs d'entre eux déambulent sur le dos de celle-ci, où cinq boulettes d'argile sont déposées. La photographie 9, planche IV, a été prise exactement à 14 h 40.

14 h 46. — Quatre des cinq boulettes sont enlevées. Les ouvriers maçonneront le toit de la cellule du dedans et non du dehors ; plusieurs d'entre eux sont en posture de « jaugeage ».

L'espace qui restait libre entre la muraille de la cellule royale, côté gauche, et le premier pilier du couloir postérieur de communication est comblé par une cloison verticale dont un cordon de boulettes, posées à même le sol, a été l'ébauche. Les cinq contreforts appliqués contre la muraille de gauche sont en partie couverts et contribuent à délimiter de petits alvéoles.

14 h 50. — La muraille de gauche est continue entre la cellule et le couloir postérieur. Une construction, directement posée sur le fond en verre, unit la meule à champignons d'extrême droite avec une « pastille » de

matériau plastique provenant d'un nid naturel de *Bellicositermes natalensis*.

Les meules à champignons sont de plus en plus recouvertes.

14 h 53. — La « pastille » d'argile d'extrême gauche devient le point de départ d'une nouvelle construction.

15 h 18. — La construction se poursuit sur un rythme de plus en plus accéléré. La lèvre gauche de l'ouverture située dans le toit de la cellule royale progresse beaucoup plus vite que la droite. Dans la muraille d'enceinte de la cellule ne restent que deux hiatus, un vers l'avant, l'autre vers l'arrière droit de la reine. De part et d'autre du dernier de ces deux, les ouvriers dressent deux piliers remarquablement hauts. La photographie 10, planche V, a été prise à 15 h 25.

16 h 10. — Le couloir de communication postérieur est en continuité complète avec la cellule royale. La lèvre gauche de l'ouverture du toit de ladite cellule coïncide avec la ligne médio-dorsale de la reine. La lèvre droite est moins avancée. Ne reste découverte que la région postéro-dorsale de la reine. Un large hiatus persiste entre les deux piliers postérieurs droits; toutefois, sur les côtés des piliers s'amorce la muraille de fermeture.

A ce stade de la construction, des ouvriers dressent déjà des piliers sur le plafond de la cellule royale : 3 vers l'avant, 2 sur la ligne médio-dorsale, 1 sur la jonction de la cellule avec le couloir postérieur, 1 gros latéral droit (en avant du hiatus), 3 petits sur les contreforts gauches.

Sur les placards recouvrant les matériaux de construction, l'érection de nombreux piliers occupe plusieurs ouvriers; elle prélude à la construction d'un premier étage d'alvéoles reposant sur le plafond du rez-de-chaussée. La photographie 11, planche V, a été prise à 16 h 40.

18 h 23. — La reine est entièrement cachée à la vue. Les piliers érigés sur le toit de la cellule royale s'évasent à leur sommet en coupe ou en cratère et délimitent les futurs alvéoles. Sur les amas de matériaux, le premier étage d'alvéoles est à peu près achevé. La photographie 12, planche VI, a été prise très exactement à 18 h 23.

Le fait le plus important est que maintenant toutes les constructions, primitivement séparées, sont unies par une large galerie couverte qui longe le tampon d'ouate hydrophile, le bord droit de la feuille de papier filtre et aboutit à un large placard alvéolaire appliqué sur le fond de verre et en continuité avec les fragments de meules.

Le rétablissement d'un nid et d'une société unitaires n'a pas demandé plus de huit heures.

23 h 35. — La construction alvéolaire a considérablement progressé. Les piliers sur la cellule royale sont devenus des lames contournées en coquille. Certains piliers voisins se rejoignent par leurs lames en formant des pleins cintres parfaits. Les jonctions entre travées ou coquille se font sous nos yeux. Elles sont très nombreuses et d'une admirable netteté.

Le revêtement des parois de verre par des boulettes d'argile est largement commencé. Au-dessus des tas d'argile, sur la face inférieure du couvercle de la boîte de Petri, les boulettes sont presque côte à côte et forment un revêtement continu.

Pendant la nuit, l'activité des *Bellicositermes* ne s'est point ralentie. Les lames dressées au-dessus de la cellule royale, dont les arches étaient le point de départ, ont, vers le petit jour, une hauteur, en certains points, de 3 cm. De hauts piliers s'élèvent un peu partout ; il en est qui rejoignent le couvercle de la boîte. Seule la partie du fond de verre, située à l'extrême gauche, n'est pas encore revêtue de construction.

Au cours des heures suivantes, les ouvriers se sont surtout employés à renforcer leur bâtisse par de puissants apports de boulettes d'argile. La paroi de la cellule royale dépasse largement 1 mm d'épaisseur et a été rendue homogène ; les boulettes d'argile pressées les unes contre les autres et lissées par la bouche (hypopharynx) des ouvriers n'apparaissent plus nettement séparées.

#### IV. — LE MÉCANISME DE LA CORRÉLATION DES TACHES INDIVIDUELLES ET DE LA PRÉTENDUE RÉGULATION

En 1939, j'écrivais à propos de la reconstruction : « A telle sensation olfactive perçue peut correspondre telle réaction orientée : par exemple, le dépôt de mortier en un point déterminé, l'allongement d'une cloison pour atteindre une autre cloison. On se trouverait en présence d'une succession de réflexes, tous rigoureusement déterminés, qui aboutirait à la construction d'un édifice cohérent, élevé selon un plan logique. Nous ne sortirions point du domaine de l'automatisme, lequel tient, nul ne peut le contester, un rôle très important dans la conduite de tous les Arthropodes. Mais cette interprétation prête le flanc à de nombreuses critiques et ne tient pas compte de l'ensemble des faits. »

Je me crois maintenant en mesure d'expliquer ce comportement en apparence extraordinairement complexe et cela dans le cadre du plus pur automatisme.

Nous avons reconnu diverses phases dans la reconstruction du nid. Elles ne sont pas qu'un artifice didactique ; elles correspondent à des situations stimulantes distinctes et mettent en jeu des réactions différentes.

##### *1<sup>o</sup> La phase d'incoordination.*

a) *La situation stimulante.* — La situation nouvelle dans laquelle les Termites extraits de leur nid natal sont brusquement placés les trouble beaucoup (1). La variation brutale de leur ambiance (changement du degré hygrométrique de l'atmosphère, exposition à la lumière, passage d'un

(1) Les Termites, comme la plupart, sinon tous les Insectes, sont très « émotifs » et cette particularité ne doit pas être sous-estimée. Ils le sont moins que les Courtilières, par exemple, qui au moment de la capture sont en proie à un véritable affolement et vident leur intestin postérieur avec tant de violence, qu'elles éliminent, d'un seul coup, la plupart de leurs entozoaires.



espace confiné à galeries étroites satisfaisant au besoin thigmotactique de l'Insecte à un espace non-confiné, où les Termites n'éprouvent plus ou peu de contacts matériels avec les parois...) leur inflige un choc subit, véritable traumatisme du comportement. Ils réagissent par une activité motrice désordonnée, folle.

Le trouble surmonté, la nouvelle situation a sur les ouvriers (*non sur tous*) une action stimulante très marquée, c'est l'incitation soit à creuser des cavités dans le sol, soit à édifier des lames de terre, cloisons, alvéoles.

Cette situation est apparemment très exceptionnelle. Mais, à y regarder de près, l'est-elle autant qu'elle le semble ?

Lorsque les Termites ont à réparer une brèche dans la paroi du nid (effraction par l'homme, ou par un animal fouisseur, *Oryctélope* p. ex., chute par érosion d'un clocheton du nid-cathédrale de *Bellicositermes natalensis*, par exemple), ils se trouvent devant un ensemble de stimuli très voisins de ceux auxquels nous les soumettons. Les différences de stimulation tiennent plus à des facteurs quantitatifs qu'à des dissemblances de nature.

L'ébranlement mécanique, qui accompagne l'attaque du nid par le pic, provoque une réaction d'un type plus ou moins taxique : attraction des soldats et des ouvriers vers le point d'impact de l'outil. L'entrée de l'air extérieur dans la termitière et la turbulence de celui-ci ont une influence certaine sur les ouvriers et les soldats. On sait que si l'on évente avec une feuille de bananier ou une lame de carton la brèche (même petite) pratiquée dans la muraille, on fait accourir en nombre les grands soldats, doués d'une haute sensibilité aux ébranlements mécaniques et à l'agitation de l'air (Grassé, 1937) (1).

Dans le cas si étrange de la sociotomie telle que la pratiquent les *Anoplotermes* et les *Trinervitermes* (Grassé et Noirot, 1948), les Insectes sont placés dans des conditions très voisines de celles auxquelles sont soumis nos *Bellicositermes* et *Cubitermes*. La construction s'y fait *ex nihilo*.

Nous aurons l'occasion de redire que la construction, qu'elle soit entièrement nouvelle, ou qu'elle consiste en une réparation, s'effectue selon la même technique. Laquelle se décompose en trois actes distincts : 1<sup>o</sup> prise de terre ; 2<sup>o</sup> malaxage de celle-ci ; 3<sup>o</sup> transport et pose de la boulette.

Le troisième a, pour la présente étude, le plus grand intérêt.

*En fait, nous assimilons la situation dans laquelle nous plaçons les Termites, hors de leur nid original, à une somme de stimuli supranormaux, d'une efficacité exaltée.*

Toutefois, l'activité constructrice n'est pas déclenchée chez tous les

(1) Si, dans une expérience de reconstruction, on soulève, même avec d'innombrables précautions, le couvercle de la boîte de Petri, très vite l'arrivée de l'air frais arrête les travaux en cours ; si un souffle d'air, même léger, passe sur la boîte ouverte, tout travail est suspendu instantanément. Il ne s'agit que d'une réaction à l'agitation de l'air et non d'une variation de degré hygrométrique ; car un air contenant 86 % d'humidité relative est aussi efficace qu'un air en contenant seulement 30 %, voire moins !



individus de nos groupes. Apparemment, certains sujets plus sensibles que d'autres sont les premiers à répondre aux stimuli s'exerçant sur eux. L'activité constructrice apparaît comme la réaction à un ensemble de stimuli externes et ne dépend pas, dans les cas de la réparation du nid et du travail *ex nihilo*, d'une « pulsion interne » ; elle ne serait point d'une nature appétitive.

b) *Les activités incoordonnées.* — Les activités individuelles provoquées par le changement de situation sont, *au départ*, l'émotion étant surmontée, *certainement incoordonnées*. De cela on a la preuve :

1° Par la dispersion *aléatoire* des boulettes de terre, au début de la reconstruction ;

2° Par les conduites *indépendantes* et *incohérentes* des ouvriers au travail ;

3° Par l'indifférence *totale* de l'individu à l'égard des actes de ses semblables.

Chaque individu accomplit, au tout début de la reconstruction, une tâche (forage ou pose de boulettes) qui ne paraît pas être dirigée vers une fin précise. Cette activité donne constamment l'impression d'être une réponse automatique à une stimulation complexe, réponse qui se suffit à elle-même et est indépendante de l'influence d'un quelconque congénère ; elle diffère ainsi de l'essaimage, qui se déroule, lui, selon une séquence caténaire (Grassé, 1942).

Un même individu peut fouir, puis bâtir. En voici un exemple choisi entre bien d'autres : un ouvrier qui *vient de fouir* prend une boulette entre les mandibules, la transporte, la dépose sur la paroi de verre ou sur une motte de terre. Il arrache une boulette d'un ouvrage venant d'être fait par ses congénères et la met ailleurs. Il appuie la tête, en l'agitant de droite à gauche, et vice versa, rendant la maçonnerie plus cohérente. Il défèque et dépose sa goutte de mortier stercoral, généralement en un point élevé, peu après avoir transporté et placé une boulette de terre sur une motte de terre ou sur la paroi de verre, et ainsi de suite.

En général, le forage devient vite accessoire, alors que la construction s'amplifie. Toutefois, même longtemps après le début de celle-ci, des individus continuent à forer sans construire. Le forage s'observe alors que le nouveau nid est achevé (voir p. 46). Ainsi il constitue une activité en soi et l'utilisation des déblais n'est pas obligatoirement liée à lui. D'ailleurs, comme nous l'avons déjà dit, la plupart des ouvriers utilisent la terre, l'argile situées en surface à leur voisinage et ne recourent pas, dans tous les cas, à l'extraction des matériaux profondes.

La présence de la reine exerce sur les ouvriers une action considérable que nous avons étudiée naguère (Grassé, 1944), mais nous sommes sûr qu'elle n'est pas l'unique stimulus à inciter les ouvriers à bâtir. Le retrait de la termitière natale, l'exposition à l'air libre et à la lumière suffisent à déclencher l'activité constructrice de ceux-ci, hors de la présence de la reine. Ce qui ne signifie point que la reine n'a pas une influence indirecte,

dans la reconstruction ; comme nous le disons plus loin, elle joue un rôle indéniable dans la localisation spatiale des tâches individuelles.

c) *La localisation des boulettes de terre.* — L'incoordination des actes accomplis par les divers bâtisseurs est, au départ, manifeste. Pourtant, sans qu'elle s'atténue, on constate que les boulettes sont déposées dans certains lieux plutôt que dans d'autres. Tout se passe, très approximativement, comme si l'Insecte obéissait à quelque stimulus topographique. En effet, souvent, les dépôts se font sur les points élevés des lieux où l'Insecte évolue : mottes de terre, arête supérieure d'un tas d'argile, paroi verticale de verre... L'Insecte paraît être influencé par une géotaxie négative qui l'incite à se porter sur les lieux élevés et à y déposer son fardeau.

Ainsi, bien que les actes des différents individus demeurent incoordonnés, les dépôts des boulettes se concentrent automatiquement, en certains lieux, sans aucune volition de la part des exécutants, du fait d'une réaction géotaxique.

Sans doute observe-t-on la pose de boulettes sur le fond de verre ou sur la couche d'humus, mais le nombre de ces dépôts sur des surfaces horizontales est relativement faible comparé à celui des dépôts sur la paroi verticale et au sommet des mottes de terre.

L'ouvrier, qui vient de saisir entre les mandibules une parcelle de terre qu'il malaxe et imbibe plus ou moins de salive, reste sur place ou s'éloigne du lieu de la prise. Les deux éventualités s'observent. Il n'est point rare de voir des ouvriers avec la bouche pleine de terre, errant sur le fond de la boîte et donnant l'impression « de ne pas savoir où se débarrasser de leur charge ». Dans de tels cas, le dépôt sur une surface horizontale n'est point rare.

Examinons maintenant d'autres causes qui, en des mêmes points de l'espace, favorisent le rassemblement des boulettes malaxées par les maçons.

Dans les récipients à *Cubitermes* et dans ceux à *Bellicositermes*, les situations stimulantes ne sont pas identiques. Dans les premiers, la reine se déplace avec une relative aisance et reste peu de temps en un même point ; elle ne constitue pas un stimulus fixant longtemps l'activité de plusieurs ouvriers dans une région déterminée. Pourtant la reine polarise suffisamment l'activité des ouvriers pour les inciter à déposer leurs boulettes à son voisinage immédiat sur les surfaces planes horizontales. Tel est le cas de l'aire *Ai* (fig. 1, Pl. I), où les boulettes ont été placées alors que la reine marquait auprès de ce lieu un temps d'arrêt. Cette aire de boulettes devint par la suite le point de départ d'une lame oblique.

La reine obèse des *Bellicositermes* ne change pas de place ; elle exerce sur ses descendants une telle attraction qu'à son voisinage ils manifestent un comportement particulier (Grassé, 1944-1945). Elle stimule l'activité des ouvriers et, par sa seule présence, en un lieu découvert, les incite impérieusement à construire.

Que se passe-t-il alors au départ de la reconstruction par les *Bellicositermes* ? Les ouvriers, attirés par leur reine, déposent leurs boulettes d'argile à une distance fixe (12-15 mm) de son corps. Au bout de peu de temps, ces boulettes dessinent une ligne discontinue parallèle au contour de la reine. Du fait de l'attraction très vive que cette dernière exerce sur eux, les ouvriers sont nombreux à travailler autour d'elle. C'est une puissante cause concentrant, en un même lieu, les activités d'un nombre élevé d'individus.

Les amas de matériaux plastiques (argile), aussi bien dans les groupes de *Cubitermes* que de *Bellicositermes*, « polarisent » d'une façon non négligeable les activités individuelles.

La « photophobie » des ouvriers en conduit un certain nombre vers les zones les moins éclairées, mais elle joue un rôle minime dans la localisation spatiale des tâches individuelles (1) ; ainsi, dans une même boîte de Petri, n'observait-on pas deux chantiers qui se tenaient, l'un dans la zone la plus sombre, l'autre dans la zone la plus éclairée !

Le rassemblement sur une aire limitée de boulettes de terre tient à deux autres causes qui entrent en jeu surtout lorsque les précédentes ont fait sentir leurs effets :

A, l'attraction qu'exercent les boulettes fraîchement déposées sur les ouvriers (action de la salive, de la terre mouillée), attraction souvent fort importante.

B, la tendance, assez lâche d'ailleurs, que manifestent les ouvriers à revenir sur les lieux où ils ont travaillé, tendance liée à une certaine mémoire des lieux (voir p. 67).

## 2<sup>o</sup> La phase de coordination.

**A. — La densité critique des boulettes et l'orientation du comportement.** — Ce dont nous sommes sûr c'est que le comportement individuel demeure aléatoire et incoordonné aussi longtemps que dans une zone donnée le nombre des boulettes de terre reste faible. Nous regrettons de n'avoir pas pensé, alors que nous en avions la possibilité, à déterminer précisément la densité minima provoquant le changement du comportement.

Jusqu'à ce que cette densité soit atteinte, l'ouvrier, répondant à la situation stimulante où il est placé, fore le sol ou confectionne des boulettes de terre, qu'il dépose çà et là, surtout en des points élevés. Une telle activité ne saurait aboutir à l'édification d'un nid.

L'ouvrier appartenant à un petit groupe demeure placé dans une situation stimulante qui ne change pas, car la densité critique des boulettes n'est pas atteinte à cause de la faiblesse des effectifs au travail : la construction, par cela même, ne peut progresser. Pour qu'il y ait conti-

(1) Nous avons montré naguère que les ouvriers à l'air libre et en présence de la reine surmontent leur phototaxie négative (voir Grassé, 1944-1945) et travaillent. L'exposition directe aux rayons solaires cause rapidement la mort de la plupart des Termites.



nuité du travail, il faut un changement de stimulation par la création de nouveaux stimuli, en l'espèce de nouvelles constructions modifiées par le travail qu'accomplissent les ouvriers. Cela fait bien comprendre le rôle et la signification de ce que nous nommons plus loin la *stigmergie*.

Tout change lorsque les boulettes sont assez nombreuses, en un point donné de l'espace, pour devenir, *par elles-mêmes, des stimuli significatifs* (1). A la stimulation vague, diffuse, du début se substitue une excitation infiniment plus précise. *Nous avons observé, en toute certitude, qu'un tas de boulettes de terre agit sur les ouvriers constructeurs à la manière d'un centre attractif* : il constitue un stimulus vraiment social.

**B. — La stigmergie et les stimulations simultanées.** — Mais il y a plus encore. Selon que les boulettes sont rassemblées en tas ou disposées en ligne, elles ne déclenchent pas la même réponse. La forme du stimulus acquiert le pouvoir, significatif, d'orienter la construction. Elle tient donc un rôle capital pour le devenir de l'édifice.

*a.* Les boulettes déposées côte à côte et les unes sur les autres de manière à former un petit tas, sur une élévation du sol ou sur une surface horizontale (à proximité de la reine, dans le cas de *Bellicositermes*), sont le point de départ de piliers, et ceux-ci, à leur tour, comme le montre l'étude de leur construction, *deviennent le stimulus directeur de l'activité des ouvriers*. Voici un fait qui le prouve : tels individus qui, *auparavant*, ne travaillaient pas à l'érection d'un pilier, arrivés au voisinage de celui-ci, y grimpent et, juchés au sommet, y déposent leur boulette ou une goutte de mortier fécal.

*b.* Dès que les boulettes sont près les unes des autres et dessinent une ligne à peu près droite, *elles déclenchent une nouvelle activité constructrice* : à savoir la confection d'une lame horizontale, verticale ou oblique en fonction de la position de la ligne. Si le support de la ligne est vertical (cas des parois latérales de la boîte de Petri), la lame sera horizontale ou oblique; si le support est horizontal, la lame sera verticale. Deux stimuli orientent alors et *simultanément* l'activité de l'ouvrier : 1° l'œuvre accomplie par ses semblables ; 2° la position du support matériel de cette œuvre.

Lorsque les lames et les piliers ont atteint une certaine taille, ils acquièrent de nouvelles qualités stimulantes, particulièrement manifestes dans le cas des seconds.

Lorsque le pilier mesure 4 à 5 mm ( $\pm 1$ ) de haut chez *Cubitermes*, de 5 à 6 mm ( $\pm 1$ ) chez *Bellicositermes* [auprès de la reine], les ouvriers arrêtent sa montée (sauf dans des circonstances étudiées plus loin). Cette hauteur, que nous qualifierons de *critique*, marque le virage de la stimula-

(1) Tous les stimuli enregistrés par les organes sensoriels ne sont pas également « réactogènes ». Un petit nombre d'entre eux jouissent de la propriété de provoquer une réaction spécifique, qui généralement s'intègre dans le comportement normal. A ces stimuli privilégiés, nous avons donné le nom de *stimuli significatifs* (Grassé, 1944).

Comme nous l'avons montré, ils déclenchent les réactions caractéristiques de l'espèce. Ils correspondent aux stimuli-sinaux de l'école objectiviste (Lorenz-Tinbergen), mais débordent largement cette catégorie par trop restreinte.



tion. Elle a de l'importance pour la suite du travail. Pour être sûr que la stimulation change réellement, considérons le comportement d'ouvriers nouveaux venus sur un pilier de hauteur critique, c'est-à-dire d'ouvriers n'ayant pas antérieurement participé à son érection : ces ouvriers déposent les boulettes non plus au sommet du pilier, mais latéralement, au bord de la section supérieure dudit pilier. Ces boulettes latérales deviennent le point de départ des arceaux obliques, des lames coniques dont il est parlé ailleurs.

La construction des lames *isolées* s'arrête assez vite ; pour qu'elle soit poursuivie, l'intervention d'un autre stimulus devient indispensable.

En fait, le pilier *isolé* comme la lame *isolée* perd bientôt sa valeur de stimulus significatif. Les ouvriers l'abandonnent. Pour que le travail se continue, il faut que d'autres piliers, d'autres lames soient à son voisinage les uns des autres. C'est là encore une des caractéristiques de ce comportement social, de cette construction, œuvre éminemment collective.

Considérons deux piliers voisins, séparés de 4 à 6 mm dans le cas de *Cubitermes*, de 5 à 10 mm dans celui de *Bellicositermes* et ayant atteint leur hauteur critique. L'ouvrier juché au sommet de tels piliers est sollicité par deux stimuli : l'un émane du pilier sur lequel il se trouve et l'incite à construire un arceau, l'autre provient du pilier voisin et oriente le dépôt de la ou des boulettes.

L'examen attentif d'individus isolés au travail convainc l'observateur que les choses se déroulent de la façon suivante : arrivé au sommet d'un pilier qui a atteint sa hauteur critique, l'ouvrier dépose sa boulette non plus sur le sommet du pilier, mais sur le pourtour de celui-ci ; les boulettes apportées successivement par les ouvriers et mises dans la même position forment une ligne circulaire, un bourrelet sur lequel se feront les nouveaux dépôts, d'où la constitution d'une lame en cône plus ou moins ouvert (aspect du parapluie retourné dont il a déjà été question dans la partie descriptive). Si le pilier est isolé ou passablement éloigné d'une construction, ou s'il est au voisinage de plusieurs piliers (plus de deux), les ouvriers agissent comme nous venons de le dire, mais, si le pilier est non loin d'un ou de deux piliers, les dépôts de boulettes se font seulement (ou à peu près) dans la direction du ou des deux piliers voisins. L'action à distance est manifeste. Le constructeur est donc aux prises avec deux stimulations, l'une émanant du pilier sur lequel il est juché, l'autre du pilier voisin (ou de la reine, cas du *Bellicositermes*). Le point du dépôt de la boulette dépend de ces deux stimulations, l'une réagissant sur l'autre.

Les ouvriers qui élèvent la muraille d'enceinte autour de la reine sont eux aussi en proie à deux stimuli : stimulation par les piliers, attraction par la reine, et leur comportement s'en ressent : les arceaux, les lames de terre sont toujours construites en direction de la reine.

On sait que la combinaison ou le conflit de stimuli de nature différente agissant simultanément sur un même individu donne lieu à une réponse résultante modifiée. Je crois bien avoir été le premier à étudier cette situation et ses conséquences (1923), à propos de l'interférence de la phototaxie et de la géotaxie chez les Orthoptères acridiens. Son intérêt

TABLEAU INDIQUANT LES RÉPONSES FAITES AU COURS DE LA RECONSTRUCTION  
AUX PRINCIPAUX STIMULI SIGNIFICATIFS.

SITUATION STIMULANTE (SOMME DE STIMULI) OU STIMULUS ISOLÉ.	RÉPONSE.
1. Retrait du nid natal (1). Exposition à la lumière et à l'air libre. Variation du degré hygrométrique de l'atmosphère.	A. Forage ou B. Prise de terre, malaxage. Dépôt de la boulette.
2. Boulettes déposées sur le sol très près les unes des autres ou même agglomérées.	Érection d'un pilier.
3. Boulettes déposées en ligne, les unes près des autres (densité critique atteinte) : a) Sur un plan horizontal ; b) Sur un plan vertical.	Construction d'une : a) lame verticale ; b) lame oblique (de bas en haut) ou horizontale.
4. Pilier isolé ou nombreux piliers équidistants ayant atteint la hauteur critique.	Construction d'arceaux ou d'une lame conique.
5. Deux piliers voisins ou trois piliers en ligne. Un ou plusieurs piliers et la reine.	Construction d'arceaux convergents.
6. Ouvertures entre piliers ou entre cloisons ou dans les cloisons mêmes.	Comblement.
(1) Il n'est pas tenu compte ici de la réaction émotive.	

est d'autant plus grand que, dans les conditions naturelles, rarement l'animal se trouve soumis à un seul agent physico-chimique. Il faudrait analyser de près non seulement les interférences taxiques, mais aussi les interférences entre taxies et réactions purement réflexes. Un tel sujet, malgré son importance pour comprendre et interpréter le comportement animal, a suscité peu de recherches.

La double stimulation explique parfaitement les ajustements des constructions qui, si on ne la fait pas intervenir, paraissent être réglés par une faculté particulière, pas très différente de ce que J.-H. Fabre appelait le « discernement » dans l'instinct.

Voici deux piliers en cours de construction et ayant atteint leur hauteur

critique ; les situations des ouvriers, sur l'un et sur l'autre, sont identiques : ils sont soumis à la double stimulation du pilier qui les porte et du pilier voisin. L'un incite à déposer la boulette sur le bord du sommet du pilier support, l'autre à l'orienter vers l'autre pilier. Bien que les travaux soient accomplis *par des ouvriers qui changent à tout instant*, qui n'ont pas de rapports entre eux, du fait même de la qualité des stimuli, les constructions, arceaux ou lames, convergent exactement l'un vers l'autre. La matérialité des faits est très aisée à vérifier et l'ajustement des lames et des arceaux s'effectue avec précision et apparemment sans difficulté (voir notamment la planche VII).

*La conséquence de ce type de stimulation est de régler automatiquement la marche de l'ouvrage.*

La coordination des tâches, la régulation des constructions ne dépendent pas directement des ouvriers, mais des constructions elles-mêmes. *L'ouvrier ne dirige pas son travail, il est guidé par lui.* C'est à cette stimulation d'un type particulier que nous donnons le nom de STIGMERGIE (*stigma*, piqure ; *ergon*, travail, œuvre=œuvre stimulante).

Ce qui complique les choses, mais conditionne la construction et la reconstruction du nid dans le cadre d'un complet automatisme, c'est bien l'influence *simultanée* de plusieurs stimuli significatifs. Nous en avons montré deux jouant ensemble et nous sommes sûr qu'il y en a parfois davantage à agir, au même instant, sur l'ouvrier.

Une autre preuve à l'appui de notre explication par la stigmergie du comportement bâtisseur a été fournie par l'observation de la conduite individuelle des ouvriers maçons. *Elle nous a révélé, sans contestation possible, que ceux-ci ne bâtissent pas en constituant équipes.* L'ouvrier se contente de répondre individuellement et automatiquement aux stimuli qui s'exercent sur lui.

L'influence de deux stimuli a parfois des conséquences inattendues. Soient deux piliers voisins, l'un est édifié sur une surface plane horizontale, l'autre au sommet d'un monticule d'humus (cette circonstance se présente souvent dans nos boîtes d'expérience). Lorsque ces deux piliers ont atteint la hauteur critique normale, leurs sommets se situent à des niveaux bien différents. Dans ce cas, la montée du pilier sur le monticule s'arrête, tandis que celle du pilier érigé sur le plan se poursuit. La construction des arceaux sur le pilier du bas ne se fera que lorsque celui-ci aura atteint une hauteur faiblement inférieure à celle du pilier du haut. Dans une telle éventualité, est-on autorisé à parler de régulation ? Nous ne le pensons pas : selon nous, il n'y a qu'une influence prépondérante de l'action orientante (forme-odeur, voir p. 66) du pilier voisin ; le stimulus dans ce cas l'emporte sur l'arrêt de la construction en hauteur et du dépôt latéral des boulettes. Tout tient aux propriétés stimulantes des constructions mais non à l'adaptation des Termites à une situation particulière. Là encore l'observation de la confection de tels piliers surélevés par des ouvriers se mettant au travail seulement quand la hauteur critique était atteinte montre qu'il s'agit de réponses automatiques aux deux stimuli considérés ici.

Parfois, les piliers dressés au-dessus de la loge royale sont élevés jusqu'à ce qu'ils arrivent au contact du couvercle en verre de la boîte de Pétri (leur hauteur est alors de 30 mm). La stimulation exercée par ledit couvercle a influencé le comportement de l'Insecte, sans cependant l'écarter beaucoup de sa norme.

C. — *La nature des stimuli agissant sur les constructeurs.* — Le comportement, tel que nous venons de le décrire, n'est possible que si l'ouvrier dispose d'une information le renseignant sur la forme de son support et des objets environnants.

Or, rappelons-le, les ouvriers des *Cubitermes* et *Bellicositermes* sont dépourvus d'yeux et même de ganglions optiques, ce sont des aveugles absolus. Pendant la construction, leur information est principalement à base de stimuli olfactifs. Ceux-ci jouent d'ailleurs un rôle prépondérant dans le comportement des Termites, en particulier dans l'orientation et la reconnaissance des lieux ; nous avons montré que les espèces qui récoltent en plein air balisent leurs pistes par des excréments, repères olfactifs, tout comme le Rat noir marque son passage par des jets d'urine (Grassé et Noirot, 1951).

Comment les boulettes de terre ou d'excréments agissent-elles sur les ouvriers ? Comme nous l'écrivions en 1939, l'odorat est, probablement, le sens intéressé. Les odeurs *significatives* ici émanent de la terre souillée de salive ou de matières fécales. Lorsque la construction est faite uniquement de terre malaxée entre les pièces buccales, la salive est seule en cause. Nous sommes sûr que les ouvriers apprécient les distances les séparant des sources odoriférantes. Nous avons en effet acquis, par l'observation répétée de nombreux ouvriers, que ceux-ci sont capables de percevoir les espaces libres entre les matériaux d'un pilier ou d'une lame en construction. Les palpes labiaux ou maxillaires n'interviennent pas, l'Insecte, la bouche pleine de terre, ne les appliquant pas sur les objets environnants. Le dépôt s'effectue *très souvent* sans palpation antennaire préalable.

L'édifice a probablement une odeur particulière qu'il doit à la salive dont ses matériaux ont été imbibés. N'oublions pas que la salive, qui tient une place très importante dans les échanges trophallactiques, jouit de propriétés stimulantes et attractives dont l'observation, en maintes reprises, nous a montré l'ampleur (léchage, etc.).

Les jonctions d'arches, de lames, qui sont si faciles à observer, attestent à l'évidence que les activités des ouvriers sont déclenchées par des stimulations à distance produites par les constructions elles-mêmes, sans aucun doute par les odeurs qui en émanent.

Je ne puis que renvoyer le lecteur à mon mémoire de 1939 sur les perceptions olfactives qui renseignent les Termites sur la forme des objets et leur distance par rapport à l'Insecte. Les conclusions d'Auguste Forel (1921), sur le sens topochimique des Fourmis, s'appliquent parfaitement aux Termites qui, plus encore que les Fourmis, paraissent utiliser ce sens. Il va de soi qu'une enquête expérimentale sur l'odorat des Isoptères est



nécessaire pour préciser nos connaissances, mais son rôle dans le travail de maçonnerie ne peut être mis en doute.

Aussi n'hésitons-nous pas à déclarer que le comportement des Termites ouvriers, au cours de la reconstruction, est le fait de ce que nous appellerons, désormais, les *stimuli* « odeurs-formes », faute de terme plus clair.

Que l'information topochimique déclenche une réaction ne soulève aucune difficulté, mais que cette réponse soit « adaptée » à la situation stimulante pose un autre problème, celui de la formation des instincts et de leur inscription dans le patrimoine de l'espèce. Il est du ressort de l'évolutionnisme.

D. — *La tendance à l'unité.* — Dans le comportement constructeur des Termitidae se manifeste bien souvent une *tendance à unir des ébauches distantes l'une de l'autre, à les fusionner*. Cette tendance est naturelle, car on l'observe aussi bien dans la construction et l'agrandissement du nid que dans la reconstruction *ab initio*. Peut-être traduit-elle, dans des circonstances plus complexes, l'influence de deux stimuli agissant simultanément sur les constructeurs ?

C'est possible et même vraisemblable ; toutefois lorsqu'il ne s'agit pas de faire simplement converger deux ébauches l'une vers l'autre ou de les fusionner purement et simplement, on doit reconnaître qu'un autre mécanisme entre alors en jeu. Et il en est souvent ainsi : nous en donnons ci-dessus un exemple typique avec la reconstruction schématisée par la figure 2. Les ouvriers ont bâti, en des points si éloignés l'un de l'autre, deux ébauches, qu'ils ne peuvent les joindre directement. Pourtant, les deux groupes de constructeurs qui ne s'étaient *jamais isolés* l'un de l'autre (des ouvriers allant travailler tantôt dans un des chantiers, tantôt dans l'autre) ont relié les deux lieux : 1° par une galerie creusée dans l'humus ; 2° par une piste superficielle. Nous n'avons pas analysé avec soin le déterminisme du forage de la galerie ni l'installation de la piste, trop absorbé que nous étions par l'analyse de la construction proprement dite. Mais il y a un problème important à étudier à propos de l'union des ébauches lointaines.

La construction d'ébauches d'abord indépendantes et l'échange d'ouvriers allant de l'une à l'autre confirment notre thèse d'après laquelle c'est l'œuvre qui guide l'acteur et non celui-ci qui la prévoit et l'exécute selon une séquence d'actes fatals.

Ajoutons que la fusion des ébauches ne se produit pas dans tous les cas ; ainsi la figure 3 représente le schéma d'une reconstruction de nid dont 5 à 6 ébauches, bien qu'assez importantes, furent abandonnées et non reliées au nouveau nid qui se limita à la portion englobant les ébauches de la partie L.

E. — *Rôle de la mémoire dans la construction.* — Un élément non négligeable intervient dans le travail constructeur des Termites, c'est la mémoire des lieux. L'ouvrier, et nous l'avons observé à maintes reprises, qui prend

de la terre à quelque distance du lieu où il a antérieurement déposé une boulette, s'il ne revient pas automatiquement au lieu de son précédent travail, marque pourtant une tendance à le faire. Plus l'Insecte s'est éloigné du chantier pour prendre de la terre, plus il « oublie » d'y revenir. En vérité, dans les chantiers les plus actifs, les ouvriers prennent les matériaux situés le plus près du lieu de travail. La même tendance à prélever sur place les matériaux de construction s'observe au cours de la réparation d'une brèche ouverte dans la paroi du nid (*Bellicositermes*). Cela tient sans doute à la vigueur des stimuli incitant l'Insecte à bâtir. Dans les travaux d'agrandissement, il en va autrement, puisque les matériaux utilisés proviennent de zone profonde, voire très profonde. Nous avons pu, par des sondages, nous assurer qu'en Oubangui (région de Bambari) les ouvriers de *Bellicositermes rex* avaient incorporé à leur dôme des matériaux argileux pris à 12 mètres au-dessous du nid ! Nous savons (Grassé et Noirot, 1948) que, dans la récolte de l'eau, les Termites descendent jusqu'à la nappe phréatique. La mémoire qui ramène l'Insecte du lieu de récolte au chantier est ici fort développée. Chez les Macrotermitinæ, sous-famille à laquelle appartient le genre *Bellicositermes*, les ouvriers manifestent un étrange comportement que j'ai fait connaître en 1944 : ils remplacent les matériaux qu'ils prélèvent sur les lieux de récolte (morceau de bois, excrément d'herbivore) par un volume égal de terre argileuse. Le voyage lieu de récolte-lieu de dépôt de la récolte (meules où tas de sciure dans l'habitable) est suivi d'un voyage de retour, l'Insecte portant dans la bouche une grosse boule de terre imbibée de salive. Cette terre est peut-être arrachée de l'habitable même (voir Grassé, 1937, 1944) et plus vraisemblablement quelque part dans la périécie, en profondeur. La prise de nourriture et le transport de terre paraissent être effectués par les mêmes ouvriers qui travaillent sur le chantier extérieur à la termitière. Ce va-et-vient implique une mémoire fidèle des lieux, de la position du chantier ainsi que de la quantité de terre à prélever.

**F. — Essai de synthèse.** — Alors qu'en 1939, émerveillé par la précision du comportement des reconSTRUCTEURS, nous imaginions qu'une faculté particulière leur permettait d'agir, de régler et d'harmoniser leurs tâches, aujourd'hui nous pensons qu'il n'en est rien et que tout peut s'expliquer en fonction d'un automatisme réactionnel foncier.

Pour expliquer notre changement d'opinion, nous dirons que l'observation répétée de Termites agrandissant leur termitière dans des conditions naturelles ou la réparant à la suite d'un accident nous a ouvert les yeux.

Nous avons assisté à l'agrandissement de leur nid, après la pluie, par les *Bellicositermes rex* de l'Oubangui, constructeurs de ces gigantesques tumuli qui confèrent aux savanes de ce pays un caractère si étrange. La nuit et au petit jour les ouvriers, vers le sommet du tumulus, perforent en maints endroits l'épaisse cuirasse de terre qui limite le nid. À l'extérieur, sur une surface de quelques décimètres carrés, ils élèvent des piliers par centaines, à peu près à égale distance les uns des autres, et les relient par de larges

arceaux, identiques à ceux que dressent les ouvriers de *Bellicositermes natalensis* autour de leur reine retirée de sa cellule ou assez loin d'elle, sur des tas d'argile (cf. p. 53). La situation rappelle de près celle que nous avons rencontrée au cours de la reconstruction, dans le cas de piliers dressés au voisinage les uns des autres. Les arceaux allant de l'un à l'autre pilier forment, en se soudant, une lame continue, irrégulière, sur laquelle les Insectes bâtissent une deuxième assise de piliers. Entre les piliers, ils maçonnent des cloisons percées de trous et, de la sorte, des couches successives d'alvéoles à parois minces se superposent (1). Ultérieurement, les alvéoles sont remplis de terre et à la construction légère se substitue un bloc massif parcouru par de rares galeries.

L'important de cette observation, c'est que les *Bellicositermes* réparant leur nid ou le construisant *ex nihilo*, autour de leur reine retirée de sa loge royale, utilisent une technique fort voisine de celle qu'ils mettent en œuvre pour la construction normale et l'agrandissement de leur demeure.

À l'intérieur de quelques nids de *Bellicositermes natalensis*, j'ai observé la présence, dans les grandes cheminées ascendantes (Grassé, 1944), d'importantes constructions alvéolaires, identiques à celles observées dans nos boîtes de Petri, qui avaient pour effet de réduire et de cloisonner la cavité desdites cheminées. Nous retiendrons de cela que les transformations intérieures que les *Bellicositermes natalensis* font subir si souvent à leur nid sont réalisées en utilisant la même technique que lors de la reconstruction *ex nihilo*.

Cette technique est aussi utilisée par des Termites systématiquement très éloignés des *Bellicositermes*, les *Trinervitermes* (pour agrandir les dômes qu'ils élèvent au-dessus du sol).

En voici un exemple précis qui concerne *Trinervitermes bettonianus*. Le 22 novembre 1956, à Bossembélé (Oubangui-Chari), après une forte pluie accompagnant un orage et ayant bien mouillé le sol, dès dix-sept heures, des ouvriers sont vus au dehors travaillant. Vers vingt heures, j'observe que les ouvriers, sortis en très grand nombre des dômes érigés par de multiples orifices forés par eux, élèvent sur le dôme même, généralement sur ses flancs, de nombreux piliers assez étroits mais un peu élargis à la base, hauts de 8 à 12 mm et s'épanouissant au sommet par des lames en terre minces ou par des arceaux. Lames ou arceaux des piliers voisins s'étendent les uns vers les autres (Pl. VII, fig. 18 à 20) et s'unissent finalement par leurs bords ou par leurs extrémités libres.

Les *Trinervitermes* construisent des cloisons verticales, plus ou moins perforées, allant d'un pilier à un autre ; ils délimitent ainsi de petits alvéoles. Ils superposent plusieurs étages d'alvéoles, le plafond d'un étage servant de plancher à l'étage situé au-dessus de lui. Les étages supérieurs comptent de moins en moins d'alvéoles, il en résulte que la nouvelle construction prend une forme générale en coupole. Par la suite, les ouvriers

(1) Dans un autre travail, rédigé en collaboration avec CH. NOÏROT, on trouvera exposée l'analyse précise de cet intéressant comportement.



renforcent leur bâtisse, les alvéoles acquièrent alors des cloisons épaisses. Par des remaniements intérieurs et de nouveaux apports de matériaux, en certains endroits des chambres plus ou moins vastes et de forme irrégulière se substituent aux alvéoles. Des remaniements ultérieurs font disparaître toute trace de l'adjonction : ancien dôme et partie nouvelle paraissent être alors d'une seule venue et on ne voit plus la trace de l'annexe.

Les Termites, dans ces divers cas : reconstruction *ex nihilo*, réparation locale, agrandissement, remaniements intérieurs, ne sont assurément pas soumis aux mêmes stimuli, aux mêmes incitations à construire. Lors des remaniements intérieurs, il se peut qu'une « pulsion appétitive » soit le principal animateur de l'Insecte, mais cela est pure hypothèse de notre part, car le comportement social et ses modifications sont insuffisamment connus pour que nous soyons autorisé à éliminer toute sollicitation à construire en rapport avec un facteur externe. L'agrandissement des nids épigés s'opère nuitamment après les averses. La période des tornades préluant à la saison des pluies est celle de la grande activité constructrice. Comment un *Bellicositermes rex*, dans son habitacle recouvert d'une masse de terre épaisse de 1 à 2 m, perçoit-il qu'une ondée a humecté la surface du dôme ? Nous l'ignorons, mais le fait est qu'il s'en aperçoit. De nombreux ouvriers sortent du nid et maçonnet. Cette particularité s'accorderait bien avec l'existence d'une information automatique transmise aux occupants de l'habitacle par les groupes d'ouvriers recueillant des aliments hors du nid (mais non à l'air libre) et cheminant dans les galeries souterraines et superficielles de la périécie.

Dans le cas de l'agrandissement du nid, il est vraisemblable qu'une sorte de « pression sociale » incite, virtuellement, l'ouvrier à bâtir, mais que les déclencheurs ultimes sont le degré hygrométrique de l'air extérieur et l'humidification de la terre recouvrant le nid. Dans les cas de l'agrandissement et des remaniements intérieurs, les matériaux ne sont pas pris sur place, mais proviennent de la profondeur, parfois semble-t-il de la nappe phréatique. C'est là un comportement bien différent de celui que manifestent les ouvriers réparant leur nid ou l'édifiant *ex nihilo*.

Réparation et reconstruction totale présentent d'ailleurs des similitudes ; dans l'une comme dans l'autre, les Insectes sont accidentellement et soudainement placés dans une situation nouvelle, caractérisée par un brutal contact avec l'air libre et une exposition à la lumière. Les matériaux sont à pied d'œuvre. Dans le cas d'une brèche faite à la muraille d'un nid-cathédrale de *Bellicositermes natalensis* ou du nid tumulus de *Bellicositermes rex*, la localisation des dépôts semble au départ se faire à peu près au hasard, avec les mêmes caractères préférentiels pour les points élevés (bords des orifices) (Pl. VI, photos 13 à 17).

Au demeurant, il n'y a pas lieu de s'étonner que, les situations étant dissemblables, les ouvriers réagissent quand même d'une façon analogue. Nous savons que non rarement une même réponse peut être déclenchée par des stimuli différents. Il se peut aussi qu'une analyse serrée des diffé-



rentes situations stimulantes révèle qu'elles possèdent en commun un ou plusieurs stimuli significatifs.

En fait, les Termites, grâce à la gamme étendue de leurs facultés réactionnelles, se trouvent en mesure de rétablir, automatiquement et dans le cadre de l'inné, des situations qui paraissent avoir un caractère si exceptionnel que le comportement de l'Insecte, par son opportunité, donne l'impression d'être à la fois adapté à la situation et guidé par une compréhension intuitive de la situation elle-même.

Une telle interprétation, après une analyse serrée, encore qu'imparfaite, des comportements de reconstruction, paraît être une illusion. Plus que jamais, nous sommes convaincu de l'automatisme des réactions de l'Insecte, mais, comme nous l'avons dit (1954), cela n'exclut pas des régulations importantes de la conduite, par la seule intervention de réactions innées et automatiques.

La masse de la construction (densité des boulettes de terre sur une surface donnée, taille des amas de boulettes) et aussi sa forme déclenchent des réactions spécifiques de la part des ouvriers. Ces réactions sont aussi automatiques que celles du Sphégien en présence du Grillon, dont il fait sa proie.

Ce qui sépare le comportement des ouvriers de *Bellicositermes*, de *Cephalotermes* et de *Cubitermes* (les seuls ayant été l'objet d'observations suivies) de celui d'Insectes tels que les *Polistes* (Deleurance, 1957), c'est que les diverses réactions le composant peuvent être déclenchées à tout instant; il ne semble pas y avoir de phases irréversibles dans la conduite de ces Termites.

Il se peut aussi que le choc psychosomatique, aussi brusque que violent, qui accompagne leur transfert de la termitière dans une boîte de Petri efface toute tendance à n'exécuter qu'une tâche déterminée. L'observation des conduites individuelles, au cours desquelles les actes les plus divers sont accomplis dans un ordre quelconque, ne se montre pas favorable à l'idée de phases irréductibles et irréversibles du comportement.

L'Insecte, pris isolément, ne construit pas une lame ou un pilier: il pose sa boulette dans une position telle que l'œuvre, suivant le cas, servira à former un pilier, un arceau, une lame.

Tel ouvrier, nouveau venu sur un chantier, passant auprès d'un pilier ayant atteint la hauteur critique, dépose sa boulette comme pour amorcer un arc. Du fait même de la qualité stimulante du pilier, la réponse est automatiquement adéquate.

*La reconstruction est rendue possible grâce à l'indépendance des réactions les unes à l'égard des autres. Le seul guide important est l'œuvre matérielle accomplie, qui devient, par elle-même, le stimulus-significatif et, en changeant, détermine des réponses d'une autre sorte, oriente le travail.*

Le comportement du Terme n'a pas le caractère « caténaire » de celui d'un Sphégien. Or, dans les comportements caténaires, le stimulus approprié doit se rencontrer à point nommé, et c'est seulement si cette condition temporelle est réalisée qu'il devient significatif. La pénétrante analyse que

Steiner (1958) donne du comportement de *Liris nigra* à l'égard de sa victime, un Grillon, en fournit une belle démonstration (en particulier dans le cas des aires dites privilégiées). Un comportement de ce type est incompatible avec la souplesse, l'adaptabilité que doit posséder au plus haut point la conduite des reconstructeurs. Celui des Termites doit ces qualités bien plus à la lâcheté de l'articulation existant entre les diverses réactions élémentaires qu'aux modifications mêmes de ces réactions. *Le Terme échappe à l'empire de la séquence stéréotypée*, laquelle emprisonne, dans un étau, le comportement des Hyménoptères prédateurs et de bien d'autres Insectes.

La précision du comportement tient au fait que la stimulation périphérique (un solide d'une certaine forme, d'une certaine taille, d'une certaine odeur) déclenche une réaction qui, automatiquement, se trouve appropriée à la construction.

Une observation superficielle conduirait peut-être à objecter que notre interprétation attribuée à l'Insecte une gamme trop étendue de réactions. Remarquons que les sortes de réactions sont moins nombreuses qu'on ne pourrait le croire et que les mêmes stimuli significatifs se retrouvent dans des situations apparemment différentes.

D'ailleurs, nul ne peut nier que les Isoptères, socialisés depuis des temps immémoriaux, possèdent un comportement complexe. Mais, à vrai dire, la complexité de celui-ci tient bien plus aux combinaisons, aux arrangements des réactions, qu'au nombre de celles-ci. En fait, les réactions diffèrent surtout par la position donnée aux matériaux. Avec des techniques fort peu variées, les Termites réalisent des constructions profondément dissemblables. Les possibilités réactionnelles tiennent, avant tout, à des stimulations liées à la forme des constructions ; c'est dans ce domaine de la perception que se sont le plus perfectionnés les Termites.

La construction s'opère suivant un ordre suffisamment rigoureux pour imposer à l'observateur l'idée que les Termites travaillent selon un plan. Cette idée est très probablement une illusion et le problème du plan, au moins chez les Termites, nous apparaît comme étant un faux problème. La séquence des stades par lesquels passe tout édifice ne tient pas à un changement en cascade du comportement des exécutants, c'est là la différence profonde avec la conduite d'un Insecte solitaire constructeur ou d'un Poliste.

Le plan dans la reconstruction et probablement dans la construction est la conséquence même de la succession des stimuli variant au fur et à mesure que la forme change. C'est nous qui imaginons un plan, alors qu'il y a simplement des réponses à des stimulations distinctes et successives. En vérité, sans séquence de réactions en cascade, la construction se déroule selon un ordre qui dépend uniquement de l'accord existant entre certains stimuli (pour la plupart, sinon tous, du type odeur-forme) et les réponses de l'Insecte. Encore une fois, le grand problème n'est pas celui du plan (auquel nous dénions une réalité), mais bien celui de l'accord entre les réponses et les stimuli, de l'établissement de ces réactions et de leur inscription dans le patrimoine héréditaire.

L'œuvre, au fur et à mesure qu'elle progresse, déclenche les réactions qui permettent à l'Insecte de la mener à bien, sans qu'il sache, naturellement, qu'il agit pour réaliser une tâche déterminée, importante pour l'espèce.

L'Insecte, considéré individuellement, ne construit pas une lame ou un pilier : il pose sa boulette dans une position telle que l'œuvre, suivant le cas, deviendra un pilier, un arceau ou une lame. Tel ouvrier, nouveau venu sur un chantier, passant auprès d'un pilier ayant atteint la hauteur critique, dépose sa boulette comme pour amorcer un arc. Du fait même de la qualité stimulante du pilier et des piliers voisins, la réponse est automatiquement adéquate au stimulus.

## V. — COMPORTEMENT DES TERMITES COMPARÉ A CELUI D'ANIMAUX SOLITAIRES

La comparaison du comportement des Termites constructeurs à celui des animaux solitaires ou sociaux, tel que le décrivent les partisans de la théorie dite « objectiviste » de Lorenz-Tinbergen, fait apparaître, entre les deux, de sensibles différences :

1° La réponse des Termites-ouvriers ne dépend ni d'une stimulation, ni d'une réponse antérieures ;

2° Les réponses sont indépendantes entre elles ;

3° *Le comportement constructeur des Termites-ouvriers ne montre aucune organisation dépendant des acteurs considérés en soi. Autrement dit, le schéma réactionnel hiérarchisé, tel que le conçoit Tinbergen, manque chez les Termites.*

Tout se passe comme si ces Insectes disposaient d'un clavier de réactions dont chaque touche, indépendante des autres, correspond à un stimulus significatif particulier.

Les constructions déclenchent, chez des sujets physiologiquement comparables, les réactions appropriées ; chaque état de la construction constitue *par lui-même* un stimulus significatif pour l'Insecte bâtisseur.

Les ouvriers de Termites conservent la faculté de donner à tout moment la réponse adéquate (spécifique) à l'excitation qu'ils subissent. Ils ne sont ni influencés, ni déterminés par l'action antérieure qu'ils viennent d'accomplir. Ils s'offrent en quelque sorte « neufs » et pleinement réceptifs au stimulus stigmergique ou social. La réponse ne « sature » pas la réactivité des sujets.

\*  
\* \* \*

La comparaison des actes d'un groupe d'ouvriers constructeurs à ceux des partenaires d'une parade nuptiale met en valeur la différence des comportements.

Lorsque, dans la construction, l'œuvre accomplie atteint *fortuitement* un état A, elle acquiert alors la valeur d'un stimulus significatif, lequel

déclenche, de la part d'un sujet  $S$  (réacteur), la réaction réponse  $R$ . Mais  $S$  agit sur  $R$ , qu'il modifie et transforme en un nouveau stimulus significatif  $A_1$ , qui, à son tour, déclenche sur un sujet  $S$  ou  $Sn$  une réponse  $R_1$  et ainsi de suite (voir fig. 4). ( $Sn$  désigne un sujet quelconque).

Dans le cas des ouvriers constructeurs, les réponses  $R, R_1, R_2, R_n$  peuvent être données par n'importe quel sujet pourvu que celui-ci porte une boulette de terre dans la bouche ou dispose de mortier fécal.

Dans les parades nuptiales, la stimulation émane de chaque partenaire et

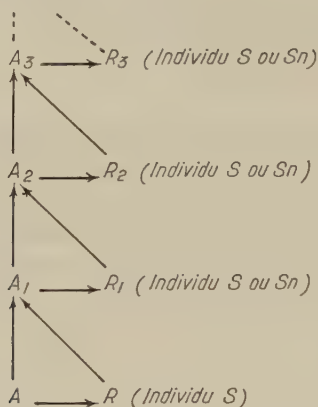


FIG. 4. — Schéma montrant le mécanisme du comportement dans la stigmergie.

est essentiellement « gestuelle ». Les stimuli et les réponses se succèdent dans un ordre rigoureux, les uns et les autres se déterminent réciproquement.

Dans la stigmergie, le sujet, par son travail, réponse automatique à un certain stimulus significatif, se crée une nouvelle stimulation, laquelle agira sur lui ou sur un quelconque congénère. La situation et le mode de stimulation sont bien différents de ce qu'ils sont dans les parades à activités réciproques et complémentaires.

\* \* \*

Alors qu'au cours de la construction le comportement individuel des Termites est déterminé uniquement par le seul produit du travail, la parade et la promenade nuptiales qui suivent l'essaimage appartiennent au type des stimulations individuelles réciproques caténaïres (Grassé, 1942) (1). Les activités de récolte *toujours* collectives chez les Termites (les « éclaireurs » et

(1) Nous considérons ici seulement le comportement normal. Nous avons montré que des phases entières de la parade peuvent être supprimées sans que le comportement ultérieur en soit altéré (Grassé, 1942).



« découvreurs » isolés n'existent jamais chez les Isoptères), n'ayant pas encore donné lieu à une analyse poussée du comportement, nous ne pouvons en tenir compte ici.

Le comportement des Termites montre une variété étendue dans ses sortes de stimuli et dans ses rapports avec ceux-ci : stigmergie, stimulation réciproque, et peut-être d'autres mécanismes le déterminent, tout en le laissant toujours dans le domaine de l'automatisme.

Naturellement, les effets de groupe où les stimulations olfactives et les léchages jouent un rôle probablement important, apportent leur contingent de modifications, indirectes sans doute mais très importantes (détermination des castes, par exemple), au comportement.

Les réactions taxiques liées aux stimuli simples : lumière, chaleur, ébranlements mécaniques, s'intègrent plus ou moins bien au comportement normal, où leur intervention est indéniable.

Considéré dans son ensemble, le comportement des Termites ne peut être expliqué par un système unitaire, objectiviste ou autre. Il se compose de grands ensembles réactionnels qui ne résultent pas de la mise en jeu de mécanismes du même type. On peut se demander si, chez presque tous les animaux, il n'en va pas ainsi.

Plus n'est besoin de faire appel à des relations entre individus, ni à un plan suivi par les Termites. De ces prétendues nécessités, notre explication se passe. La stigmergie, telle que nous la faisons connaître, se suffit à elle-même et donne une réponse à des problèmes plus simples et plus accessibles qu'on ne le croyait avant le présent travail.

Toutefois, la prudence conseille de ne pas éliminer toute possibilité d'une coopération ou d'une information entre ouvriers. Mais nous n'avons rien observé de comparable aux danses des Abeilles, lesquelles constituent un code d'information automatique.

Bien sûr, pendant la construction, les dandinements, les trémulations des ouvriers et des soldats sont fréquents. Nous avons rapporté autrefois (1937) que ces mouvements sont la réponse à un ébranlement mécanique transmis par le substrat, ébranlement enregistré par les organes géniaux contenus dans les pattes. Mais ils ne sont pas que cela : tel ouvrier, qu'il travaille sur un chantier, qu'il escorte la reine ou qu'il déambule sur une piste, peut s'arrêter et effectuer son dandinement sans qu'aucun ébranlement mécanique soit venu le stimuler. Le dandinement est contagieux et, en général, quelques ouvriers situés non loin du trémulateur entrent, à leur tour, en transe ; sans doute, les ébranlements du support et les bruits causés par l'individu se dandinant déclenchent-ils une même réaction chez ses congénères. Les réponses simultanées des soldats de *Bellicositermes* à un choc brutal donné contre la muraille de la termitière ou contre le sol (dans le cas de travail dans la périécie ou sous les placards terreux) sont à cet égard, pleinement significatives.

En l'absence de tout ébranlement perceptible par nous, le dandinement paraît être alors spontané et dû à une impulsion interne. Comme il est malaisé de déterminer et de séparer avec certitude les stimuli qui s'exercent

sur les Termites au cours de la reconstruction, on n'ose pas être pleinement affirmatif.

Nos études sur le dandinement n'ont pas été assez approfondies pour que nous puissions repousser l'idée qu'il ne joue pas quelque rôle dans la coordination des tâches individuelles et qu'il est autre chose qu'un simple signal d'alarme. Imaginer que les Termites communiquent entre eux à l'aide de coups frappés sur le support, à la manière de prisonniers conversant entre eux d'un cachot à un autre, par coups correspondant à des lettres, serait tentant. Nous ne croyons pas à cela, car, lorsque les ouvriers construisent, lorsqu'ils soudent deux arceaux, c'est-à-dire lorsque leurs actes doivent obligatoirement s'accorder, *ils ne trémulent pas*.

\*  
\* \*

Il est bien évident que la *stigmergie*, au cours de la construction telle que l'observation et l'expérience la révèlent, est, à tout prendre, une adaptation très parfaite à la vie sociale. En dehors d'elle, la reconstruction ne nous paraît pas explicable par des voies scientifiques. La dissociation du schéma réactionnel, sa résolution en réactions simples et appropriées à des stimuli particuliers, les objets façonnés par les ouvriers, c'est-à-dire le fruit d'une activité sociale, sont la conséquence d'une adaptation très poussée à un certain mode de vie.

Les différences entre l'animal social et l'animal solitaire portent sur la physiologie [effet de groupe (Grassé, 1946, 1958) ou particularités intrinsèques] et sur le comportement. Chez les Termites, nous voyons même que la stimulation lors de la construction est d'ordre social, qu'elle ordonne, par elle-même, les réactions des sujets et aboutit, par la voie de l'automatisme et de la plus totale inconscience individuelle, à une œuvre parfaitement cohérente, donnant l'illusion de répondre à un plan défini.

Dans cette affaire, comme dans bien d'autres, le problème majeur est d'ordre évolutionniste. Comment un tel automatisme éthologique a-t-il pu s'établir et comment est-il devenu héréditaire ? Ce sont là d'éternelles questions, auxquelles, selon nous, on ne peut actuellement répondre. C'est déjà beaucoup que de poser des problèmes et surtout de les poser correctement.

## VI. — CARACTÉRISTIQUES FONDAMENTALES DU COMPORTEMENT DES INSECTES SOCIAUX

L'état social n'a point été soumis à une évolution continue, car il n'apparaît que çà et là dans le Règne animal. Dans chaque unité systématique où il s'est développé, il a évolué selon des particularités qui lui ont conféré un cachet propre.

Les sociétés de Termites diffèrent à bien des égards de celles des Hyménoptères et, parmi celles-ci, les sociétés d'*Apoidea* se distinguent par bien des traits de celles des *Vespoidea*. Il arrive qu'au sein d'un même genre les espèces restent les unes solitaires, quelques autres se socialisent plus ou moins, tandis que certaines forment des sociétés complexes. C'est à l'immense genre *Halictus* que nous pensons, lequel a engendré, avec des espèces telles qu'*Halictus marginatus*, des sociétés pérennes d'un type fort original (Quénu, 1958).

Pourtant, il semble qu'en dépit de leurs origines, tout à fait indépendantes, les Insectes sociaux ont en commun certains caractères éthologiques fondamentaux. Il s'agit probablement d'une coïncidence par convergence, telle que l'histoire des lignées naturelles en donne tant d'exemples au cours de l'évolution, mais cette coïncidence tient sans doute au fait que, hors certaines conditions, l'état social n'est pas possible.

1. L'interattraction est présente dans toutes les sociétés d'Insectes. Elle a été bien mise en évidence chez les Termites (Verron, 1957) et chez les Abeilles (Lecomte, 1949, 1950). Toutlaisse supposer qu'elle existe avec une égale intensité chez les Fourmis et les Guêpes. Nous rappellerons que les stimuli responsables de l'interattraction ne sont point les mêmes chez tous les Insectes sociaux ; s'ils sont le plus souvent de nature chimique (réception olfactive), ils sont aussi en rapport avec la vue (forme et mouvement).

2. Le compagnon social constitue, par lui-même et par ses actes, une somme de stimuli significatifs à l'égard de son congénère, qui, réciproquement, exerce sur lui une action de même nature. Cette caractéristique générale de l'animal social a été comprise par les « objectivistes », car ils l'ont observée chez les Vertébrés, matériel de leurs expériences. Mais Tinbergen (1942, 1953) en a considérablement réduit la portée en considérant surtout les phénomènes sexuels, qui ne représentent qu'un aspect très partiel de la sociabilité. Les parades sexuelles, étudiées avec prédilection et fort bien par les objectivistes, ne sont point l'apanage des animaux sociaux, on les connaît avec autant de luxe et de floriture chez les animaux solitaires. Elles ne sont qu'un aspect particulier de la sociabilité, aspect où, précisément, le comportement caténaire est la règle.

3. Les produits de l'industrie des Insectes sociaux jouissent de propriétés stimulantes aussi bien à l'égard du constructeur que de ses compagnons.

Ces trois grands caractères des Insectes sociaux suffisent à assurer le maintien de la société, le déroulement des activités fondamentales et la coordination automatique des tâches individuelles. Du fait même de la qualité des stimuli significatifs, point n'est besoin d'imaginer un pouvoir de régulation supplémentaire, la régulation se confond ici avec la stimulation même et avec l'adaptation très étroite, à elle, des réponses.



### Résumé.

1° Dans ce mémoire est décrit le comportement des ouvriers de Termites (*Cubitermes* sp. et *Bellicositermes natalensis*) rebâtissant un nid. Les faits nouvellement observés sont en accord avec les observations anciennes faites par l'auteur sur *Cephalotermes rectangularis* et sur *Bellicositermes natalensis* en Côte-d'Ivoire. L'exact raccordement des arceaux, des lames partant d'ébauches distinctes et distantes, est confirmé. Les conduites individuelles ont été soumises à une analyse précise.

2° Les principaux enseignements que l'on peut retirer des expériences et observations sont les suivants :

- a. Les maçons ne se constituent pas en équipe de travail ;
- b. Au début, les tâches individuelles sont incoordonnées et en rapport avec une situation d'ensemble stimulante ;
- c. Les ouvriers sont alors indifférents aux actes de leurs semblables ;
- d. Lorsque les boulettes de terre atteignent sur une surface restreinte ou sur une ligne une certaine densité, elles constituent un nouveau stimulus qui exerce une attraction sur les ouvriers et détermine les lieux de dépôt des boulettes de terre. Les amas et les lignes de boulettes deviennent respectivement le point de départ de piliers et de lames ;
- e. A leur tour, les piliers et les lames deviennent de nouveaux stimuli significatifs ;
- f. Le comportement bâtisseur est, dans un grand nombre de circonstances, conditionné par deux stimuli significatifs ou parfois davantage. Les réponses à plusieurs stimuli agissant simultanément sur des groupes d'ouvriers travaillant à distance les uns des autres suffisent à expliquer le raccordement des œuvres réalisées par les uns et par les autres ;
- g. La stimulation des ouvriers par les travaux mêmes qu'ils accomplissent, stimulation significative déclenchant des réponses précises et adaptées, a reçu le nom de *stigmergie* ;
- h. La stigmergie suffit à expliquer les corrélations entre les tâches effectuées et permet de se passer de toute notion de plan et de régulation ;
- i. Les stimuli qui interviennent le plus fortement dans la construction sont d'ordre olfactif. Nous reprenons à notre compte, en la modifiant, la notion de stimuli « odeur-forme », telle que Forel l'a introduite en biologie, à propos du comportement des Fourmis, et sous le nom de sens topochimique ;
- j. Les réponses des Termites ouvriers aux divers stimuli, pendant la reconstruction du nid, ne sont pas ordonnées en séquence et sont indépendantes les unes des autres ;
- k. Les Insectes sociaux paraissent avoir un comportement dominé : 1° par l'interattraction ; 2° par le fait que le compagnon social joue comme un ensemble de stimuli significatifs (voir le cas des essaimages, promenades nuptiales) ; 3° par la stigmergie en rapport avec l'industrie exercée par les ouvriers.



### Summary.

1. The behaviour of the Termite workers (*Cubitermes* sp., and *Bellicositermes natalensis*) rebuilding a nest is described. These new observations are in close agreement with those previously made by the author on *Cephalotermes rectangularis* and on *Bellicositermes natalensis* in the Ivory Coast. The exact way by which the arches are joined as well as the blades originating from distinct and distant foundations is confirmed. The behaviour of the individual termites has been fully analyzed.

2. The main points which can be established from these experiments and observations are as follows:

- a. Masons do not constitute a working team;
- b. In the beginning, individual tasks are uncoordinated and related to a general simulative situation;
- c. The workers are then indifferent to the behaviour of their companions;
- d. When earth-pellets achieve a certain density on a restricted area or on a single line, they constitute a new stimulus which somehow attracts the workers and determines the points where new pellets are to be deposited. The heaps and lines of pellets become respectively the starting point of pillars and blades;
- e. In turn, the latter become new determinant stimuli;
- f. Building behaviour is in most circumstances conditioned by two significant stimuli and sometimes more. Responses to various stimuli reacting simultaneously on groups of workers separated from each other enable us to explain the synchronization of the various individual tasks;
- g. The stimulation of the workers by the very performances they have achieved is a significant one inducing accurate and adaptable response, and has been named *stigmergy*;
- h. Stigmergy clearly explains the correlation between the tasks achieved and does not require any further explanation involving a given plan;
- i. The determining stimuli in nest-building are of olfactive origin. We retain with some restrictions Forel's notion of "odour-form" stimuli which he introduced in biological nomenclature applied to ant-behaviour (topochemical sense);
- j. The responses of the termite-workers to various stimuli during the rebuilding of their nest do not follow a regular sequence and are independent of each other;
- k. It seems that social insects show a type of behaviour dominated 1° by the interattraction; 2° by the fact that the social companion acts as a series of determinant stimuli (e.g. swarm, nuptial flight); 3° by the stigmergy in relation with the workers industry.

## AUTEURS CITÉS.

- 1938 a. CHEN (S. C.). — Social modification of the activity of ants in nest building (*Physiol. Zool.*, **10**, 420-436). — 1938 b. The leaders and followers among the ants in nest building (*Ibid.*, **10**, 437-455).
1957. DELEURANCE (E.-P.). — Contribution à l'étude biologique des Polistes (Hyménop. Vespidae). I. L'activité de construction (*Ann. Sc. Nat.*, Zool. Biol. Anim., 11<sup>e</sup> série, **19**, 91-222).
1921. FOREL (A.). — *Le monde social des Fourmis*. Kundig, édit., Genève, **1**, 121 ; **2**, 9-26.
1923. GRASSÉ (P.-P.). — Sur le phototropisme de quelques Criquets (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, **89**, 898-899). — 1937. Recherches sur la systématique et la biologie des Termites de l'Afrique-Occidentale française (*Ann. Soc. Entom. France*, **106**, 1-100). — 1939. La reconstruction du nid et le travail collectif chez les Termites supérieurs (*Journ. de Psychologie*, 370-396). — 1942. L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif (*Bull. Biol. France et Belg.*, **76**, 347-382). — 1944. Les Insectes et leur univers. *Confér. Palais de la découverte*, 21 pages. Paris. — 1944-1945. Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) [*Ann. Sc. Nat.*, Zool. Biol. anim., 11<sup>e</sup> série, **6**, 97-172 ; **7**, 115-146]. — 1946. Sociétés animales et effet de groupe (*Experientia*, **2**). — 1952. La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. Colloques internationaux du C. N. R. S., XXXV *Structure et physiologie des sociétés animales*, C. N. R. S., édit., Paris, 323-331). — 1954. La régulation des activités instinctives considérée surtout chez les Insectes. Colloque Fondation Singer-Polignac (*L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Masson, édit., Paris, 561-575). — 1958. L'effet de groupe sur l'animal et sur l'Homme (*Journ. de Psycho.*, 129-150).
1958. GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (Ch.). — La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport d'eau (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **227**, 869-871). — 1951 a. La sociotomie (*Behaviour*, **3**, 146-166). — 1951 b. Orientation et routes chez les Termites. Le « balisage » des pistes (*Année psychologique*, 50<sup>e</sup> année, 273-280). — 1951 c. Nouvelles recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) (*Ann. Sc. Nat.*, Zool., Biol. Anim., 11<sup>e</sup> série, **13**, 291-342). — 1958. Construction et architecture chez les Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*). (*Proceed. Xth intern. Congress of Ent.*, Montréal, 1956, **2**, 515-520).
1949. LECOMTE (J.). — L'interattraction chez l'Abeille (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **229**, 857-858). — 1950. Attraction entre reine et ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica*). (*Ibid.*, **231**, 802-804).
1958. QUÉNU (C.). — Sur l'existence de castes chez *Halictus marginatus* Brullé (Insecte Hyménoptère) (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **246**, 1294-1296).
1958. STEINER (A.). — Contribution à l'étude biologique de Sphérides (Hyménoptères). La valeur réactogène différentielle des diverses régions corporelles du Grillon, proie de *Liris nigra* (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **247**, 970-972).
1942. TINBERGEN (N.). — An objectivistic study of the innate behaviour of animals (*Bibliotheca biotheoretica*, **1**, 39-98). — 1953. *L'étude de l'instinct*. Un vol., 308 p., Payot, édit., Paris (traduction de l'édition anglaise de 1950).
1957. VERRON (H.). — Interattraction olfactive chez *Calotermes flavicollis* I. (*Insectes sociaux*, **4**, 25-30).

## LÉGENDE DES PLANCHES (1)

### PLANCHE I.

#### Reconstruction du nid par *Cubitermes* sp.

*Photo 1.* — 2 h 15 min après le début de la fondation. Population composée de 350 ouvriers, de 3 soldats, d'une reine, de plusieurs dizaines de larves, de quelques nymphes. *Ai*, aire recouverte de boulettes de terre sur laquelle s'élèvera une lame de boulettes ; *Ch*, chantier ; *d*, ouvrier déposant une boulette de terre ; *lr*, léchage de la reine ; *l*, scène de léchage entre ouvriers ; *P*, piliers en construction ; *trl*, larve nourrie à la becquée.

*Photo 2.* — 2 h 47 min après le début de la fondation. A ce moment, on notera que la plupart des ouvriers travaillent isolés (ils sont indiqués par la lettre *I*) ; *Ch*, chantier ; *S*, soldat. Trois ouvriers lèchent la région ano-vulvaire de la reine.

### PLANCHE II.

*Photo 3.* — 2 h 30 min après le début de la fondation. Mêmes lettres que ci-dessus, en plus *t*, petits tas de boulettes amorces de piliers ; *Tr*, scène de trophallaxie entre ouvriers dont certains viennent de lécher la région ano-vulvaire de la reine ; *PP*, ligne de piliers dont les « chapeaux » soudés forment un toit.

*Photo 4.* — Le nid presque reconstruit vu par-dessus, 15 h 30 min après l'installation. On observe qu'une large fente reste encore ouverte ; des ouvriers s'emploient à la fermer. Un peu au-dessous du centre de la boîte de Pétri, on remarquera deux lames d'argile dessinant deux festons : ce sont les toits de futurs alvéoles formant un premier étage au-dessus du « rez-de-chaussée ». De nombreuses larves et nymphes restent encore hors du nid ; toutes y seront portées ultérieurement ; aucun individu ne sera « oublié », contrairement à ce qui se passe lors des réparations de brèches dans la muraille de la termitière, où des soldats et quelques ouvriers sont laissés hors du nid et ainsi condamnés à une mort prochaine.

*Photo 5.* — Vue à un fort grossissement de la surface extérieure de la nouvelle construction. Les boulettes se distinguent bien, juxtaposées et partiellement fusionnées.

### PLANCHES III A VI.

#### *Bellicositermes natalensis.*

Sept vues successives de la reconstruction du nid. Seule la partie bâtie autour de la reine est représentée. Ces photographies ont été prises l'appareil étant placé à la verticale de l'objet, il en résulte que les piliers apparaissent en raccourci comme de simples amas de boulettes. Pour obtenir des images nettes, le couvercle de la boîte de Pétri devait être enlevé. Bien que l'opération fût réalisée avec grande précaution, les ouvriers interrompaient leur travail dès que l'air libre arrivait à leur contact, ce qui explique le petit nombre des individus figurant sur ces photographies. Tous sont de petits ouvriers (en grande majorité dans les termitières) et de petits soldats. Les photographies ont, en moyenne, les quatre cinquièmes de la grandeur réelle.

(1) Les frais de cette illustration ont été couverts grâce à une généreuse subvention de la *Fondation Singer-Polignac* de Paris. Je l'en remercie bien vivement.

## PLANCHE III.

*Photo 6.* — État de la reconstruction 1 h 18 min après que le groupe a été installé dans la boîte de Pétri. En haut à gauche, le bloc d'argile sur l'arête supérieure gauche duquel a été insérée une lame de boulettes (placard) se dirigeant vers l'arrière ; en haut et à droite, une masse d'ouate hydrophile imbibée d'eau ; les ouvriers y ont déposé quelques boulettes d'argile. En avant et à droite de la reine, en liaison avec la paroi verticale du bloc d'argile, part un deuxième placard, qui a déjà rejoint deux ou trois piliers reliés les uns aux autres par une lame de boulettes.

*Photo 7.* — 1 h 52 min après la fondation. Des piliers situés sur la gauche de la reine et surtout en avant partent de larges arches ou lames en direction de la reine. Les deux placards antérieurs se sont unis et cachent, dès maintenant, la tête et le thorax de la reine.

Les arceaux et lames partant des piliers du côté gauche ont fortement grandi.

On aperçoit de nombreux ouvriers blottis sous la reine. Cette position persiste pendant toute la durée du travail et n'est nullement une réaction de fuite. En arrière et un peu à gauche de la reine, se voient deux piliers isolés qui deviendront le point de départ du couloir couvert, représenté dans la photo 9.

## PLANCHE IV.

*Photo 8.* — 3 h 23 min après la fondation. Progression régulière des lames et des arceaux. Plusieurs nouveaux piliers sont érigés en arrière de la reine. Tout à fait en bas et à gauche, on remarquera une lame oblique en cours de fabrication. Un pilier déjà bien conformé s'élevait dans l'espace vide, à gauche de la reine, et, visible dans la photo 7, a été supprimé par les ouvriers qui l'ont utilisé comme matériau. Un petit ouvrier en position de « jaugeage », à gauche, au niveau du premier tergite abdominal de la reine.

*Photo 9.* — 4 h 30 min après la fondation. Les piliers situés en arrière de la reine ont servi de point de départ à un large couloir couvert qui relie l'ébauche de loge royale au placard partant de l'amas d'argile situé en arrière vers la gauche. Sur la droite de la reine, remarquer deux piliers très nets envoyant l'un vers l'autre deux arceaux. Un large couloir couvert part de l'arrière de la reine et se dirige vers le bas et vers la gauche, reliant la construction élevée autour de la reine à un amas d'argile. Déjà, sur la lame d'argile, en haut et à gauche de la reine, un pilier a été érigé à partir duquel une lame est amorcée ; elle s'est soudée en avant au bloc d'argile et se dirige librement vers l'arrière. Vers le haut, sur la gauche, entre le premier et le deuxième tergite abdominal, on voit un petit ouvrier en position de « jaugeage » sur la reine.

## PLANCHE V.

*Photo 10.* — 5 h 15 min après la fondation. La reine a légèrement déplacé la pointe de son abdomen vers la droite. La muraille de la loge reste incomplète sur la droite et vers l'arrière. Nombreux nouveaux piliers. Sur les bords des constructions situées sur la gauche de la reine et autour des amas d'argile s'amorcent fortement de nouvelles lames dressées, plus ou moins obliques.

*Photo 11.* — 6 h 30 min après la fondation. La reine est presque entièrement recouverte. Dans la partie supérieure de la photographie, la construction de piliers et de lames dressés au-dessus du « rez-de-chaussée » du nouveau nid bat son plein. Des lames bien visibles sont construites sur le côté droit de la loge royale. On remarquera que, çà et là, quelques boulettes continuent à être déposées sur le fond de la boîte de Pétri.



## PLANCHE VI.

*Photo 12.* — 8 h 13 min après la fondation. La reine est entièrement recouverte. En bas à gauche, on voit : 1° une lame raccordée à un pilier par un arceau de boulettes ; 2° plus à droite, une belle grande arcade unissant deux grands piliers et un petit pilier. Le pilier *Pl* de la photo 11 est devenu une lame subconique comparable à une conque.

*Photo 13 à 17.* — *Bellicositermes rex.* — 13 à 16 h. Ouvriers petits et grands fermant une brèche ouverte dans leur nid et montrant bien le mode de travail. Entre les mandibules de plusieurs, on voit la boulette de terre. Dans cette espèce, la boulette est presque délayée dans de l'eau. La photo 17 représente, grossie, une lame de boulettes accolées ; ces boulettes, très plastiques et imbibées d'eau, réfléchissent la lumière de l'éclair électronique.

## PLANCHE VII.

*Trinervitermes bettonianus.*

Ouvriers agrandissant nuitamment le dôme épigé de leur nid (22 novembre, après une forte pluie d'orage, Bossembélé, Oubangui-Chari).

*Photo 18.* — Portion de la partie en construction vue par-dessus (d'où des raccourcis importants). Les surfaces marquées par la lettre *P* correspondent à la partie terminale et étalée d'un pilier. Les arceaux qui en partent se soudent, et d'un pilier à l'autre se voient nettement ; on reconnaît sur certains le point de jonction. En *J*, un ouvrier isolé travaille à achever l'union entre deux arceaux arrivés au contact l'un de l'autre. Dans la partie supérieure de la photographie, les espaces entre arceaux sont presque fermés ; quelques perforations en ombilic persistent encore. De très nombreux soldats nasuti sont dispersés sur le chantier. La tête dressée, ils sont prêts à lancer un jet de glu ; ils ne participent en rien à la construction. (Grandeur naturelle  $\times 1,33$ ).

*Photos 19 et 20.* — Détails à un plus fort grossissement du même chantier. Sur la photo 19, au point *J*, on voit en toute netteté un pont jeté entre deux arceaux qui ne convergeaient pas. (Grandeur naturelle  $\times 2,4$ ).

---







Auct. phot.  
MASSON ET C<sup>o</sup>











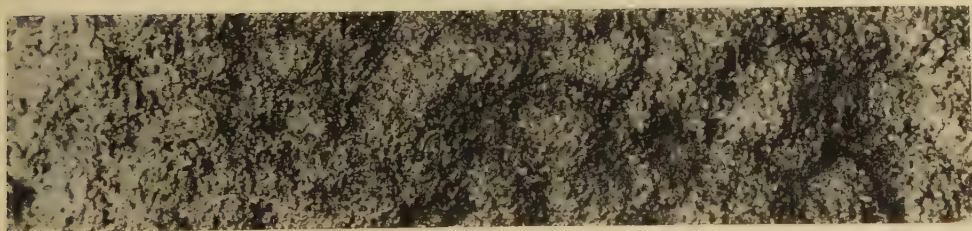


*Auct. phot.*





4



5







*Auct. phot.*  
MASSON ET C<sup>te</sup>











*Auct. phot.*  
MASSON ET C<sup>te</sup>











*Auct. phot.*  
MASSON ET C<sup>ie</sup>







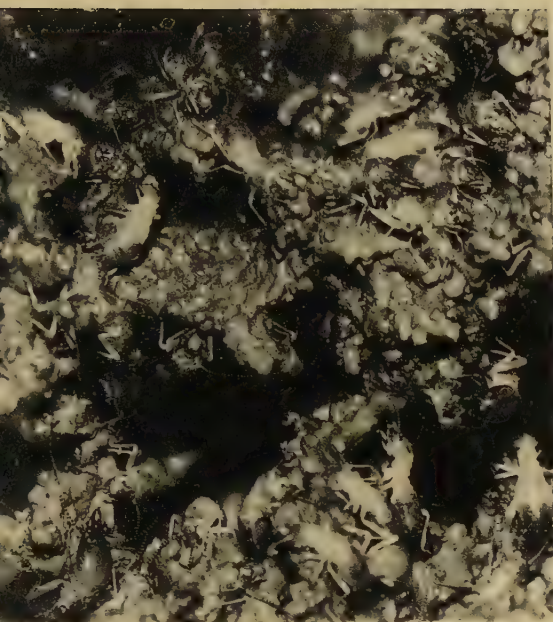






*Auct. phot.*  
MASSON ET C<sup>le</sup>

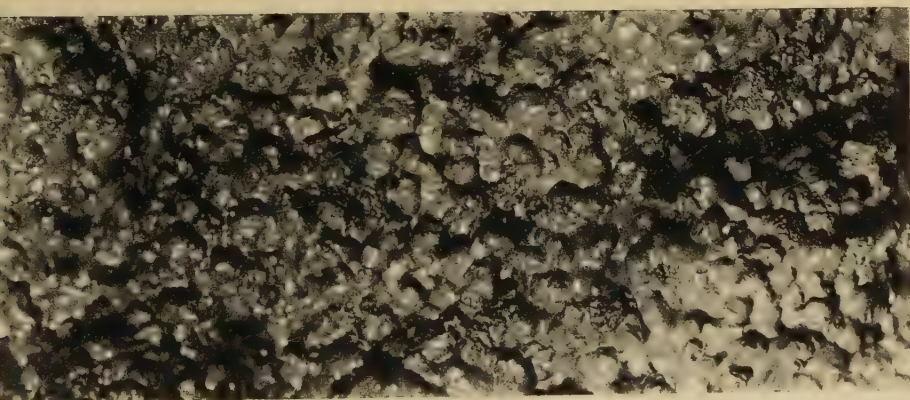




14



16

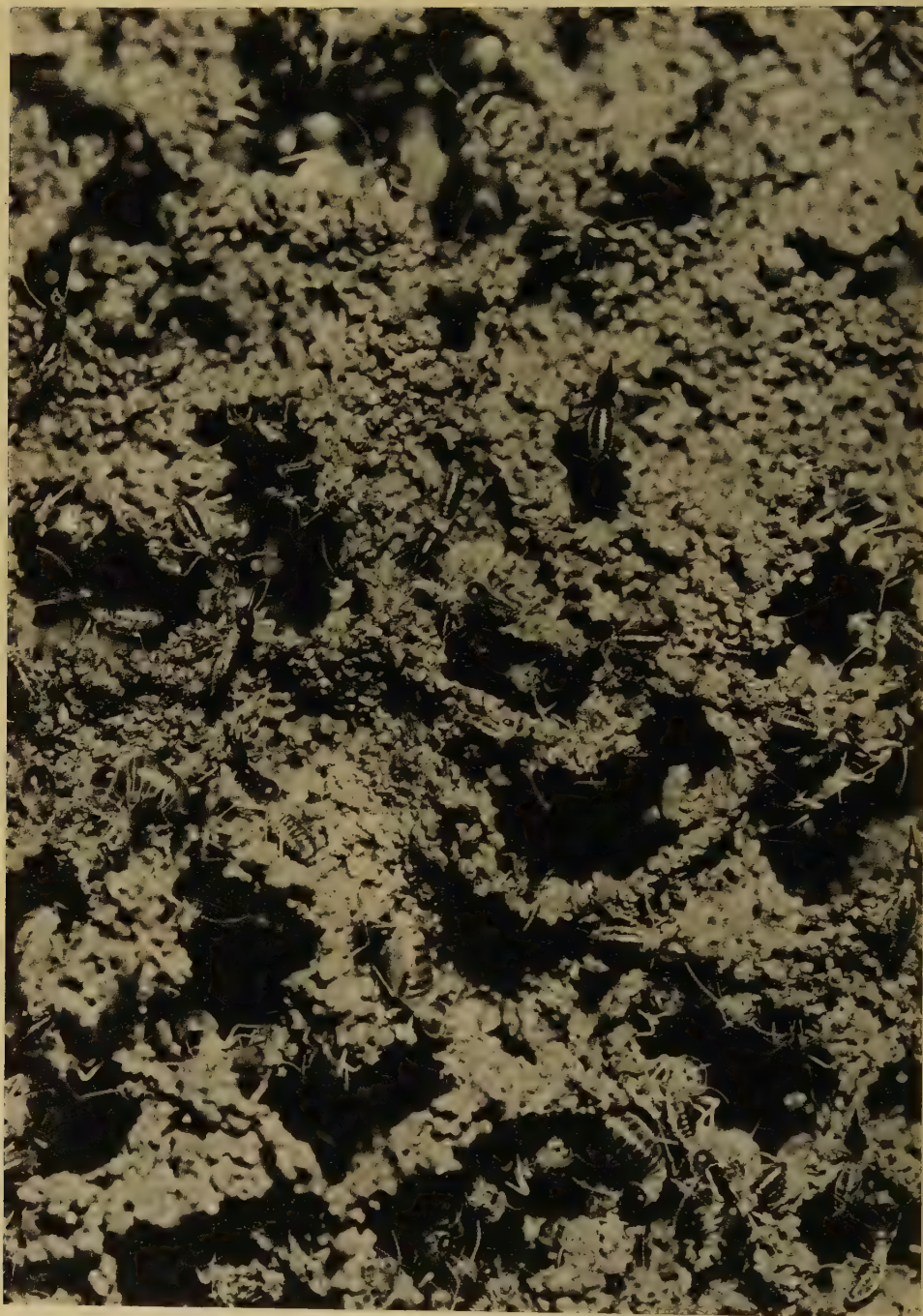


17

Phototypie Brunissen - Paris

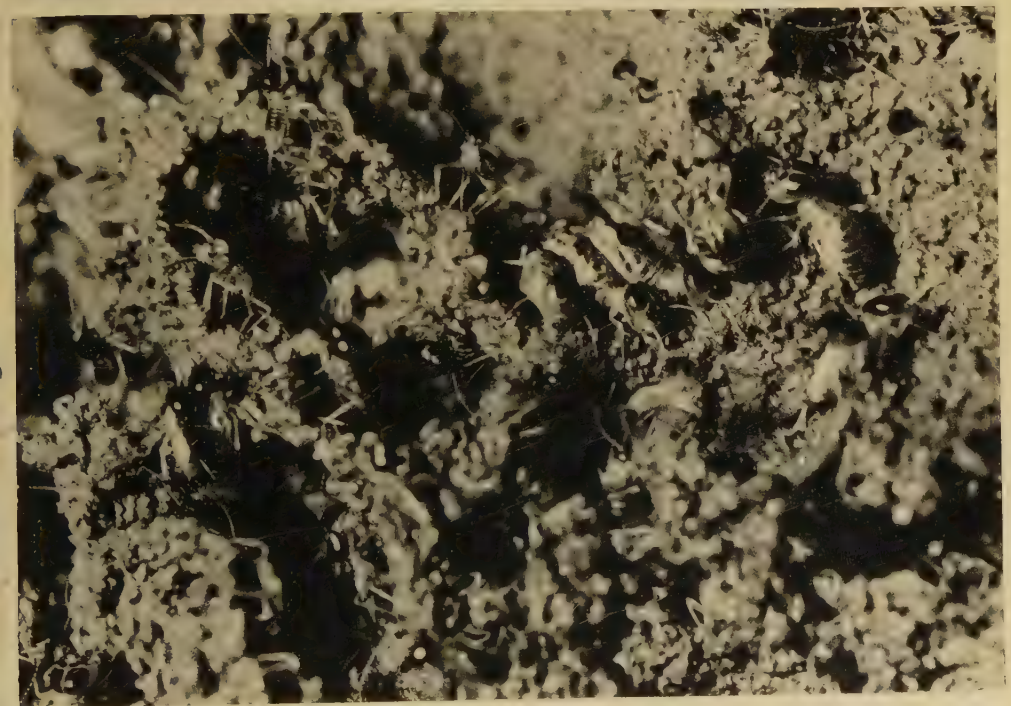
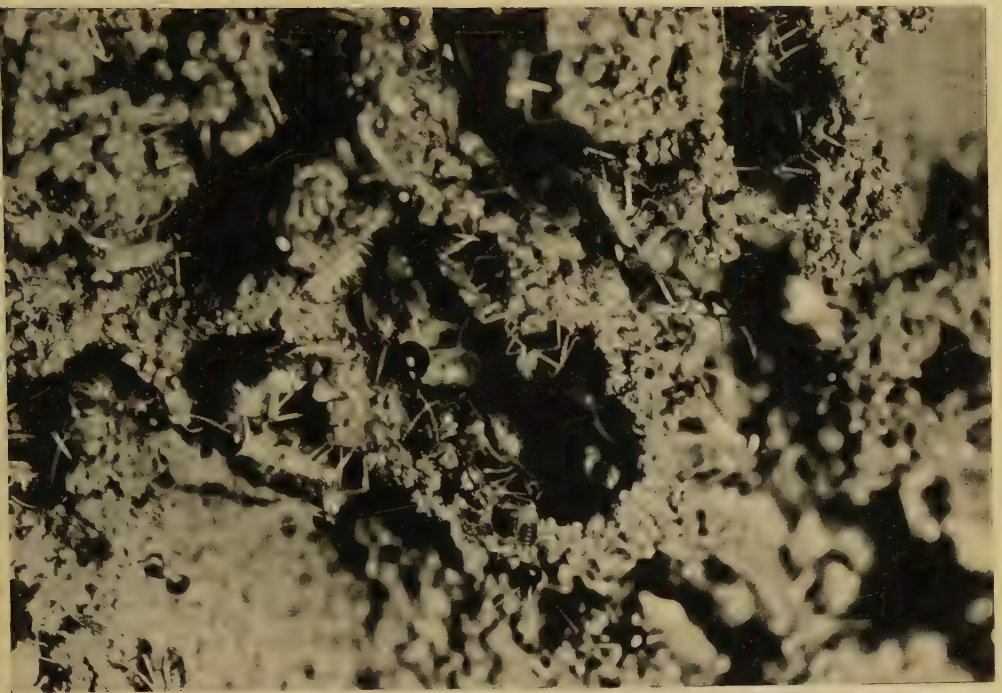






*Auct. phot.*







# VARIATION IN THE INCIDENCE OF SWARMING AMONG COLONIES OF *APIS MELLIFERA* THROUGHOUT THE SUMMER

J. SIMPSON

(Bee Department, Rothamsted Experimental Station, Harpenden, Herts., England.)

## INTRODUCTION

In temperate regions honeybees are inactive during the winter and swarming, together with other activities which involve flying, occurs only during the summer. The distribution throughout the summer of swarming and the factors which are associated with it have been investigated.

## THE RELATIONSHIP OF SWARMING TO THE ANNUAL CYCLE OF CHANGES IN ENVIRONMENTAL FACTORS

a. *Actual swarming*. — Swarming does not occur uniformly throughout the summer but is generally more frequent in the early part (Todd and Bishop, 1941; Jeffree, 1951; Murray and Jeffree, 1955). Graphs showing the average relationship between the emergence of swarms and nectar availability and daily mean temperature in southern England are given in Fig. 1. The maximum incidence of swarming occurs well before the periods of maximum temperature or availability of nectar. It also appears likely that it comes before the maximum availability of pollen since Synge (1947), Percival (1947) and others have shown that the main nectar crops generally provide most of the pollen collected by honeybees. A similar relationship between swarming, nectar availability and temperature is shown in the data of Mitchener (1947, 1948) which also provide evidence that the time of nectar secretion does actually influence the time of swarming (see Simpson, 1958).

This lack of correlation between *actual swarming* and environmental factors is probably misleading, however. If some colonies are intrinsically capable of swarming and others are not, these colonies which can swarm may be expected to do so as soon as conditions allow, so that by the time conditions most favourable to swarming have been reached, only a few colonies capable of swarming may remain. Colonies which have swarmed and acquired young laying queens do not readily swarm again in the same season, partly because they have decreased in size through loss of bees and

partly because swarming is inhibited by the young queens (Simpson, 1957*a*).

b. *Swarm preparations*.—Colonies which are preparing to swarm begin to rear queens and possess queen cells containing eggs, larvae or pupae<sup>1</sup>. Queen rearing is, however, often a transient phenomenon which does not necessarily lead to swarming (Simpson, 1957*b*) and the number of

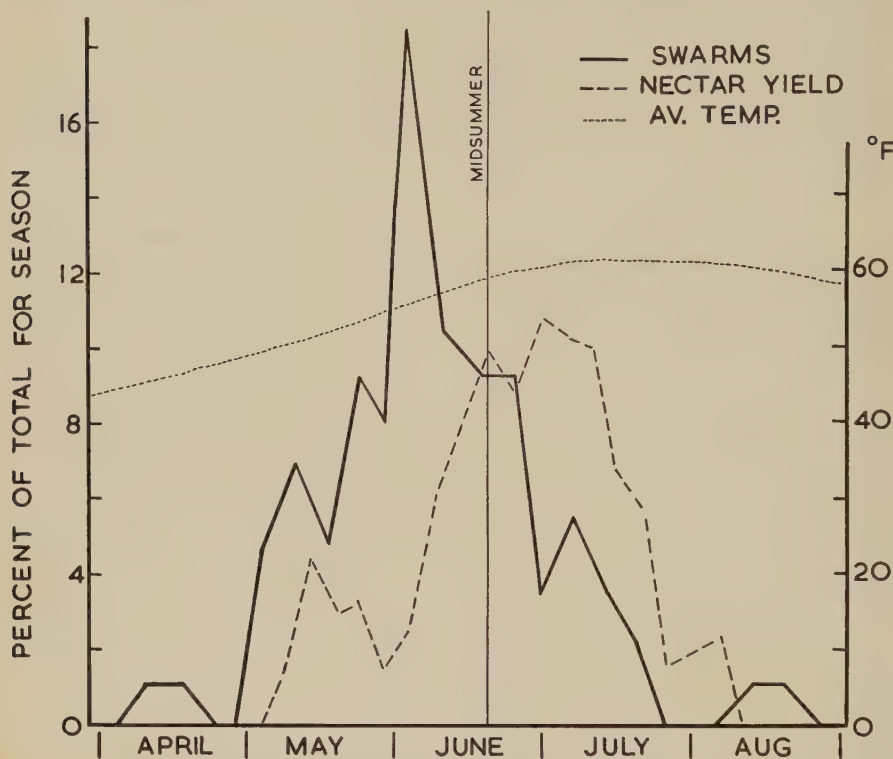


FIG. 1. — Emergence of 87 swarms in Wiltshire (1940-1946)-Jeffree (1951). Average availability of nectar at Rothamsted as indicated by changes in weight of colonies over 19 years (1928-1946) — data analysed by Waja (1954). Average daily mean temperature at Rothamsted (1921-1950).

colonies which exhibit such transient queen rearing at different times presumably gives a better indication of the intensity of the factors which encourage swarming than does the number of colonies which actually swarm. Fig. 2 shows the incidence of transient swarm preparations throughout the summer in each of four years. The number of colonies making swarm preparations did not decline as early as the number of

(1) Occupied queen cells are usually referred to in beekeeping literature simply as "queen cells" and in previous papers (Simpson, 1957 *a, b* ; 1958) the words have been used in this sense and do not include empty queen cell cups.



actual swarms (Fig. 1) and its average distribution over the four years is similar to that for nectar availability (Fig. 1).

c. *Variations in the numbers of queen cell cups present in colonies at different times.*—The young queens reared by a colony during swarm preparations are usually derived from eggs laid in wax cups constructed on the combs. The mouths of these special cells are directed downwards.

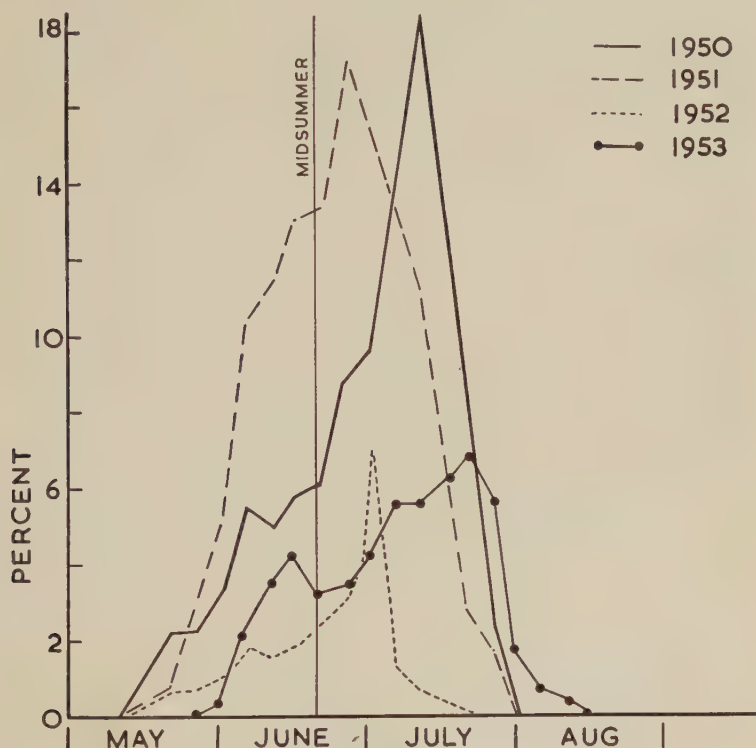


FIG. 2. — Percentage of colonies making transient swarm preparations (SIMPSON, 1957 a).

Similar but empty cups are, however, frequently seen in colonies during the summer even when no young queens are being reared. Observations of the number of these cups which were present were made on 45 colonies which were examined weekly during the summer of 1956. Although the cups which were built and not used were eventually demolished by the bees, the wax of which they were constructed was not usually removed but was stored as knobs on the combs. A cup could be reconstructed from this wax at a later date, possibly even during the following summer. Thus, there was a continuous transition in structure between shapeless knobs of wax and fully formed cups ready to receive eggs. It was only these fully formed cups that were recorded and, as the decision as to whether or not a cup was sufficiently well formed to be included in the

count was somewhat arbitrary, all counts were made by the same observer.

Fig. 3 shows the percentage of colonies in each week which had one or more queen cell cups on their combs. Between the end of May and the beginning of August, nearly all the colonies had cups, but, outside this period, many colonies did not have cups. Large colonies had more cups than small ones, so it was necessary to introduce a correction for colony size before the numbers of cups present at different times could be compared. Since it was found that cups rarely occurred outside those parts of the combs in which brood was present, an attempt was made to

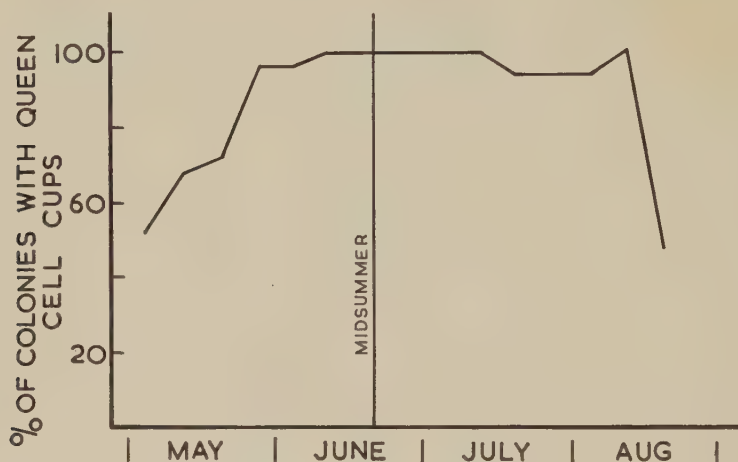


FIG. 3. — Occurrence of queen cell cups in colonies during the summer of 1956.

eliminate the effect of colony size by dividing the number of cups observed in a colony by the number of its combs which contained brood at the time of observation. Even after this correction, however, some colonies were found consistently to have more cups than others. During the first 9 or 10 weeks of observation, the average number of cups present in 12 colonies which did not rear queens within that period ranged from 0.14 to 0.86 per comb with brood. (The British standard combs used had a total area, including both sides, of about 1,270 cm<sup>2</sup> but were seldom completely filled with brood.) The maximum number of cups observed in a colony which was not rearing queens was 40 and the minimum number at the same inspection (July 11 and 12) was 1. The number of cups found in a colony was partially related to its tendency to rear queens; among the 23 colonies which started to rear queens within the first 10 weeks of observation, 20 had cups at the first observation, while only 9 of the 19 colonies which did not start to rear queens within this period had cups at the first observation ( $P < 0.01$ ). Other factors must also have influenced the number of cups, however, since colonies with no cups, and colonies with numerous cups, occurred in both groups in the first week.

# THE QUANTITY OF BROOD AND ADULT BEES PRESENT IN COLONIES DURING THE SUMMER AND ITS RELATIONSHIP TO SWARM PREPARATIONS

## *Methods.*

Many observers have estimated the amount of brood in colonies by means of a portable wire grid. Unfortunately this method is too laborious

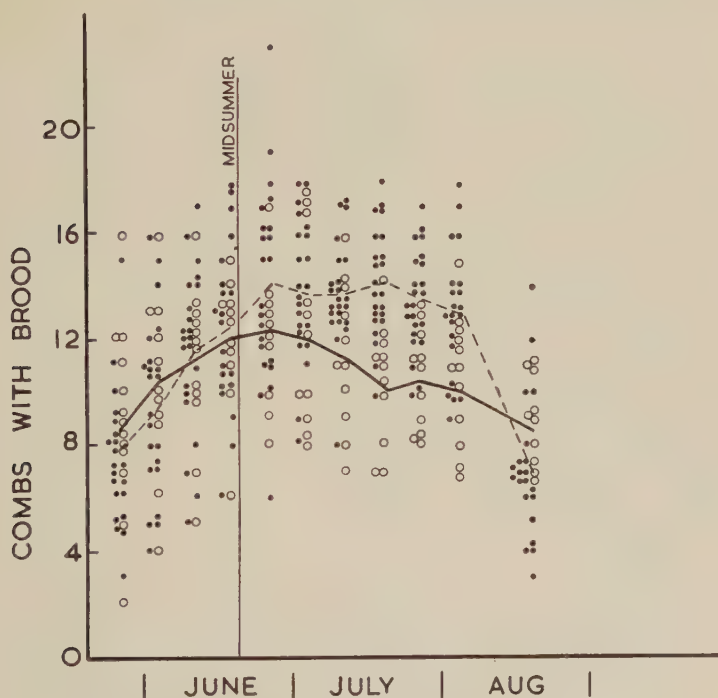


FIG. 4. — Numbers of combs containing brood observed in colonies in 1951.

Brood in colonies which had occupied queen cells at some time during the season is indicated by circles and the means are connected by a continuous line. Brood in colonies which were never observed to have occupied queen cells is indicated by dots and their means are connected by a line of dashes.

and too liable to cause disturbance to be easily used to obtain records from a large number of colonies. During the summers of 1951 and 1956, estimates were made by counting the number of combs containing brood in each hive. In order to test the accuracy of this method, additional observations were made on a few colonies by the squared grid method.

The quantities of adult bees in the colonies examined in 1956 were

estimated by a method similar to that used for brood. A count was made of the number of combs on which the bees were actively working; this was judged from the state of cleanliness and repair of the combs, and by the presence of fresh pollen or honey in the cells. The counts of numbers of queen cell cups already described were made on the colonies examined in 1956. The combs used with all colonies were of the same size and type in both years.

In 1951 occupied queen cells were removed from colonies whenever they were found but, in 1956, they were not removed so long as a laying queen was present. In both years some colonies either swarmed, lost their queens or were reduced in size by the observer to prevent swarming.

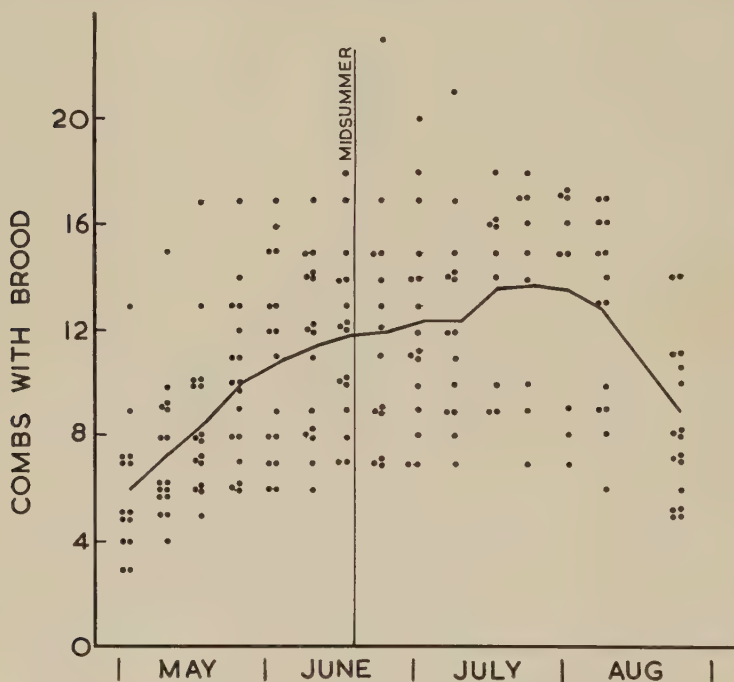


FIG. 5. — *Numbers of combs containing brood in colonies in 1956.*

The means for inspections are connected by the continuous line.

### *Results.*

a. *Estimates of brood by counting combs only.*—The number of combs with brood in 1951, both among the colonies which did not rear queens and those which began queen rearing and later ceased to do so without swarming is given in Fig. 4. The results for 1956 are shown in Fig. 5 for those colonies which did not rear queens.

In both years the average amount of brood in colonies which did not



rear queens did not decline before the end of July, but did so rapidly during August. This behaviour was also shown by most of the colonies individually and was not in all cases a result of failure to reach the maximum level of breeding early enough, although in 1956 the colonies which started rearing queens had, on the average, about 60 % more combs occupied by bees when first observed than those which did not rear queens ( $P < 0.001$ ).

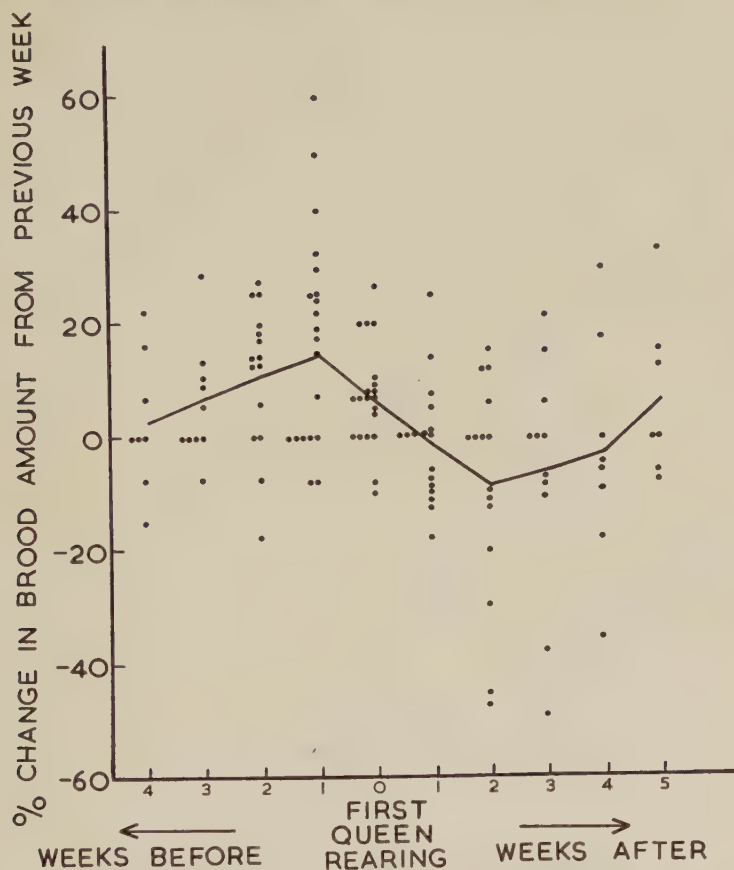


FIG. 6. — Changes in the numbers of combs containing brood in colonies before and after they began queen rearing.

The means for inspections are connected by the continuous line.

Among the 16 colonies in 1956 which did not rear queens, and on which a complete series of observations was possible, 7 reached their highest level of breeding before the end of June and only 1 of these declined by more than 20 % from this level before the end of July.

Among the colonies in which queen rearing occurred there was more evidence of an early decline in breeding. In 1951, although during the greater part of June the colonies which did and did not show transient

queen rearing had similar average amounts of brood, those which did had significantly less brood in each of the last three weeks of July ( $P < 0.02$ ,  $0.001$ ,  $0.001$ ) than the colonies which did not rear queens. In 1956 the averages showed no significant differences between the two groups of colonies, but the individual records for the colonies which showed transient queen rearing exhibited a decline in breeding of more than 20 % *during* queen rearing in the case of 3 of the 9 colonies which began to rear queens before the end of July, though only 1 colony out of 12 showed a comparable decline *before* it began to rear queens. The data from the colonies in 1956 which, after beginning to rear queens, either swarmed, lost their queens, or were reduced in size by the beekeeper to prevent swarming, also support the conclusion that if a reduction in breeding is associated with swarm preparations it usually occurs after, rather than before, queen rearing begins. All 13 colonies failed to show any considerable decline before queen rearing began, although 4 of them showed a decline of more than 20 % between the beginning of queen rearing and the time when they swarmed, lost their queens or were reduced in size.

Fig. 6 shows the proportions by which the amounts of brood changed in colonies during each of the 5 weeks preceding and following the first observation of queen rearing in 1956 in so far as the data were available. Up to and including the weeks at the end of which queen rearing was first observed more colonies showed increases than decreases in brood, but in the second, third and fourth weeks after queen rearing began, there were more decreases than increases. The average change was significantly positive in the week before queen rearing began ( $P < 0.001$ ) and in the three previous weeks ( $P < 0.001$ ,  $0.05$ ,  $0.05$ ). Thus the onset of queen rearing coincided more frequently with expansion than with contraction of the brood nest, although it could occur under either circumstance.

**b. Estimates of brood when both methods were used.**—Comparison between the results of the two methods of estimating brood showed that while the comb counting method effectively revealed changes in the amount of brood, provided that they were big enough and lasted long enough, it was insensitive to small changes or transient fluctuations. In general, where substantial changes in the numbers of combs with brood were observed, corresponding changes in the area of brood were also found, but considerable short-period fluctuations in the areas of brood could occur without affecting the numbers of combs which contained brood. The absence of an early decline in numbers of combs with brood among the colonies which did not rear queens must therefore be interpreted with caution. Only 2 of the colonies in which the amount of brood was measured directly reached their maximum level of breeding before the end of June and gave complete records without queen rearing, queen loss or queen failure. Brood rearing in both showed a subsequent decline (about 15 % and 30 %) but regained its original level by the end of July. It is possible that many colonies which reach their maximum level of breeding

early in the summer do show some temporary decline during July, but it seems unlikely that permanent reductions of 50 % or more, such as are shown in the records of Dufour (1901) and Brännich (1922) could have escaped detection by the comb counting method of estimation.

c) *The numbers of combs occupied by adult bees.*—The numbers of combs occupied by bees increased in much the same way in the course of

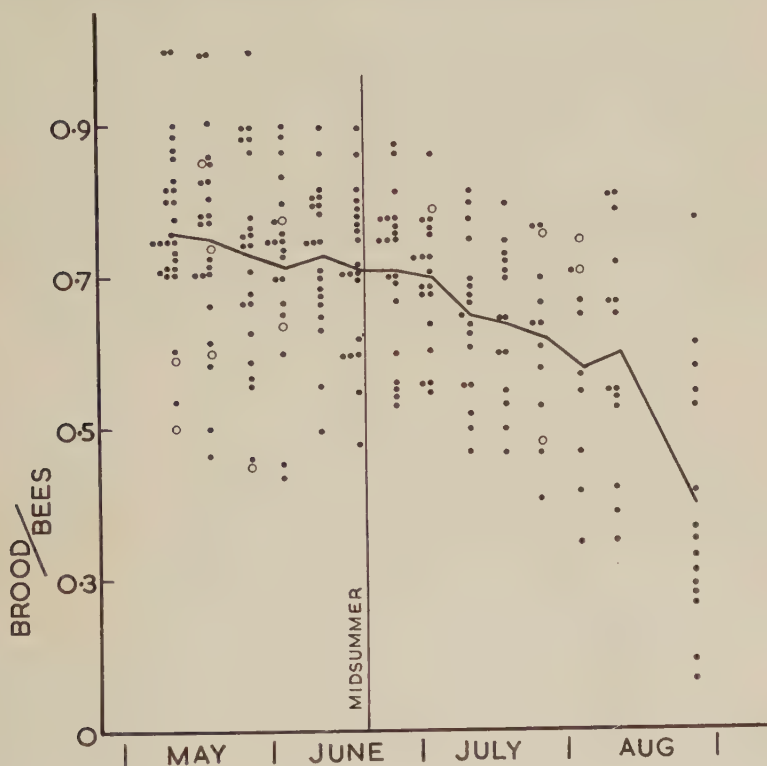


FIG. 7. — Ratio throughout the season of combs containing brood to combs occupied by bees.

The means for inspections are connected by the continuous line. The circles indicate ratios in colonies when they were first observed to have occupied queen cells. Subsequent ratios for these colonies are not shown.

the summer as the numbers of combs containing brood. Nine of the 16 colonies which did not prepare to swarm reached their limit of growth in size before the end of July; 4 did so before the end of June. Among the 25 colonies which started to rear queens, 3 had reached their maximum size before they did so and 8 continued to increase in size while they were rearing queens; the behaviour of the remaining 14 was indeterminate. Thus, attainment of maximum size does not invariably accompany queen rearing or inevitably cause it.

d. *The ratio of brood to bees*.—The ratio of combs containing brood to combs occupied by bees is shown in Fig. 7 for all colonies up to the end of August or until they were first observed to have occupied queen cells.

Although the ratio varied considerably between different colonies at any one time, its mean value diminished steadily and almost linearly from the beginning of observations (the second week in May) until the second week in August, after which it fell much more steeply. Whereas the sharp decline during August was clearly due to the decline in brood in all colonies at that time, the slow decline throughout the summer occurred while the average number of combs with brood was steadily increasing (Fig. 5) even among the colonies (not shown in Fig. 5) in which transient queen rearing occurred. During the period up to the end of July the average brood/bees ratio in 9 colonies when occupied queen cells were first observed in them was 0.67 while, during the same period, the average of the minimum ratios observed in the 16 colonies which did not rear queens was 0.60. In 4 out of the 9 colonies in which queen rearing occurred the brood/bees ratio at the time when the first occupied queen cells were observed was higher than the average for other colonies in the same inspection period.

## DISCUSSION

The distribution of brood rearing throughout the summer shown in Figs. 4 and 5 resembles that found by Allen and Jeffree (1956) and, on the whole, supports the conclusion of Nolan (1925) that the tendency of colonies to rear brood is greatest when nectar and pollen are most abundant in the field, and declines when the major forage crops fail. Near Washington, D.C. where the observations published by Nolan were made, little forage was available in July and brood rearing declined during that month whereas, in the Rothamsted apiaries, where forage is generally abundant throughout July, brood rearing does not appear to diminish greatly until August, when what Nolan described as "the final seasonal contraction" occurs. A similar coincidence of brood rearing with foraging opportunities but with a contrasting relationship to temperature and length of day, has been observed in certain sub-tropical regions where nectar and pollen plants flower mainly in the coolest part of the year (Kapil, 1957—with *Apis indica*; Crane 1957). Thus it seems unlikely that the time of brood rearing is controlled by seasonal changes in the length of day in the way that occurs, for example, with the time of breeding of sheep (Yeates, 1949).

Various writers (Morland, 1930; Wadey, 1943; Clark, 1951; Armitt, 1952) seem to imply that colonies of honeybees pass through a cycle in their behaviour or physiology in which extensive breeding and growth in spring is followed by reduction in breeding and diversion of the activities of the colonies, firstly to swarming, and then to accumulation of honey. This



interpretation is not supported by the present evidence, which suggests that brood rearing in colonies can be suppressed by swarm preparations but does not decline independently of them during the swarming season. Non-swarming colonies reach higher levels of brood rearing and do so at about the same time as the maximum tendency for swarming colonies to rear queens. Both maxima occur during the season when pollen and nectar are most abundant in the field. The observations of Todd and Bishop (1941) suggest that although a deficiency of pollen can reduce the amount of breeding in colonies, it does not diminish the tendency to swarm so long as nectar is abundant. In so far as the peak of actual swarming tends to occur early rather than late in the summer, it precedes rather than follows the period of maximum brood rearing in those colonies which do not prepare to swarm.

From the fact that more colonies started to rear queens when their brood was increasing than did so when it was decreasing, it appears that more colonies began to prepare to swarm before they were big enough for their queens to be laying the maximum number of eggs of which they were capable, than did so after their queen's maximum output of eggs had been reached. This may possibly provide some support for the view of Demuth (1921) that the incidence of swarming is greatest in years and places in which colonies increase most rapidly in size in the spring, but, since swarm preparations in colonies began both with increasing and with decreasing brood nests, it seems more probable that the amount of brood in a colony has no influence on its tendency to prepare to swarm, and that in the colonies observed in 1956, swarm preparations began more frequently with increasing brood nests only because they began most frequently at the time when most colonies were expanding rapidly. Contrary to the hypothesis of Gerstung (c. 1890) no relationship is apparent in the present data between the onset of swarm preparations and either attainment of maximum colony size or decline of the brood/bees ratio below some critical level.

Although the season during which colonies prepare to swarm seems to be largely determined by the direct action of environmental factors, the possibility cannot be entirely excluded that it is also partly determined by some cycle of physiological changes within the colonies, initiated by previous environmental conditions but influencing the behaviour of the colonies during the summer independently of the conditions which occur then. Beekeepers find that the risk of swarming during the deliberate overcrowding of the bees of colonies for the production of comb honey diminishes towards the end of the nectar season (Root, 1945) or when the honey is being obtained from heather, a plant which flowers later than most other sources of nectar (Cumming and Logan, 1950). More brood is found in colonies in late winter and early spring than in late autumn and early winter (Bodenheimer and Ben-Nerya, 1937; Todd and Bishop, 1941; Farrar, 1943), and the findings of Lotmar (1939) and Maurizio (1954) suggest that this is because accumulation of protein in the worker bee's

fat bodies and pharyngeal glands occurs during the course of the winter. That some analogous process may occur in colonies during the summer is suggested by the changes in the state of the fat bodies and post-cerebral and thoracic salivary glands of worker bees noted by Simpson (1956). Further evidence of the operation of intrinsic factors may perhaps be contained in the report of Crane (1957) that swarming in Yucatan, Mexico, occurs mainly *after* the period when most nectar is available. This appears to be a phenomenon unknown in temperate climates.

### *Summary.*

1. Actual swarming is more frequent early than late in the summer, but its distribution probably does not truly represent the seasonal fluctuation in the intensity of the factors which induce colonies to swarm. The incidence of swarm preparations in colonies which do not actually swarm, and of empty queen cell cups in colonies which do not prepare to swarm, shows a later maximum and one which, on the average, coincides well with the maximum availability of nectar and pollen in the field.

2. The final seasonal decline in brood rearing in colonies occurs at about the same time as the diminution in the tendency to swarm and in the availability of forage. In the colonies observed brood rearing did not decline permanently before this period except in some of those in which queen rearing occurred. Generally this decline occurred only after queen rearing had begun; thus it might have been a consequence of queen rearing but, in most cases, could not have been a cause of it. More colonies started to rear queens when their brood was increasing than did so when it was decreasing. The time of breeding does not seem to be controlled by changes in the length of day since the relationship of this factor to breeding in sub-tropical climates is the opposite of that which prevails in temperate climates.

3. A number of colonies began queen rearing before they reached their maximum size while others did not do so even after they had reached their maxima. There was no evidence that queen rearing began when the ratio of brood to bees fell below some critical level.

4. Although the time at which swarming occurs seems to be largely determined by the direct action of environmental factors the possibility cannot be excluded that it is influenced to some extent by a cycle of physiological changes within the colonies.

### *Zusammenfassung.*

1. Schwärmen ist häufiger im Frühsommer als im Spätsommer, aber diese Verteilung stellt wahrscheinlich nicht wirklich jährzeitliche Schwankungen in der Intensität der Bedingungen dar, die die Bienenvölker zum

Schwärmen veranlassen. Das Auftreten von Vorbereitungen zum Schwärmen in Völkern, die schliesslich doch nicht schwärmen, und das Vorkommen von leeren Weiselnäpfchen in Völkern, die sich nicht zum Schwärmen vorbereiten, zeigen einen späteren Höhepunkt, der im allegemeinem gut mit dem Höhepunkt von Pollen- und Nektar-produktion in der Natur zusammenfällt.

2. Die Verringerung in der Brutaufzucht in den Völkern am Ende der Jahreszeit findet ungefähr zur selben Zeit statt, wie die Verminderung in der Schwarmtendenz und auch der verfügbaren Bienenweide. In den Völkern unter Beobachtung verringerte sich die Brutaufzucht nicht entgültig vor diesem Zeitpunkt, mit Ausnahme von Völkern in welchen Königinnenzucht stattfind. Im allgemeinen trat diese Verringerung erst ein, nachdem die Königinnenzucht angefangen hatte; es hätte daher eine Folge der Königinnenzucht sein können, aber in den meisten Fällen konnte dies nicht die Ursache sein. Mehr Völker begannen Königinnen zu züchten wenn ihre Brut zunahm, als wenn sie sich verminderte. Die Zeit der Brutzucht scheint nicht von der Tageslänge abzuhängen, da die Beziehungen dieses Faktors zur Brutzucht in sub-tropischen Klimaten die entgegengesetzten sind zu denen in gemässigten Klimaten.

3. Eine Anzahl von Völkern begann die Königinnenzucht bevor sie ihre Höchstgrösse erreicht hatten, während andere nicht einmal nach diesem Zeitpunkt anfangen. Beweis dafür, dass Königinnenzucht anfängt wenn das verhältniss von Brut zu Bienen unter eine kritische Höhe fällt wurde nicht gefunden.

4. Obwohl es scheint dass die Schwarmzeit grösstenteils unmittelbar durch die Aussenfaktoren festgelegt wird, kann die Möglichkeit doch nicht ausgeschlossen werden, dass es zum Teil auch durch einen Zyklus von physiologischen Veränderungen innerhalb der Völker beeinflusst wird.

### *Résumé.*

1. L'essaimage actuel se produit plus fréquemment au début qu'à la fin de l'été, mais sa répartition au cours de la saison ne représente pas vraiment les variations d'intensité des facteurs induisant l'essaimage. Le degré de préparation de l'essaimage dans les colonies qui ne pratiquent pas l'essaimage actuel, et le nombre de départs de cellules de reines dans les colonies qui ne se préparent pas à l'essaimage présentent un maximum plus tardif qui, en moyenne, coïncide bien avec la période de plus grande abondance de nectar et de pollen dans la nature.

2. Le déclin automnal de l'élevage du couvain dans les colonies se produit à peu près en même temps que diminue la tendance à l'essaimage et la possibilité de butiner. Dans les colonies observées, l'élevage du couvain ne décroît pas de façon continue avant cette période, sauf chez quelques-unes de celles où l'élevage des reines se produit. Généralement, ce déclin survient seulement après que l'élevage des reines a commencé ; ainsi, il peut être



une conséquence de l'élevage des reines, mais, dans la plupart des cas, ne peut être sa cause. La plupart des colonies commencent à élever des reines plutôt quand leur couvain croît que lorsqu'il décroît. La période d'élevage ne semble contrôlée par les changements de longueur du jour puisque les relations avec ce facteur sont, dans les climats subtropicaux, l'inverse de ce qu'elles sont dans les climats tempérés.

3. Un certain nombre de colonies commencent l'élevage des reines avant d'atteindre leur taille maximum, alors que d'autres ne le commencent pas avant de l'avoir atteint. On ne peut pas assurer que l'élevage des reines commence quand la proportion de couvain tombe en dessous d'un niveau critique.

4. Bien que l'époque à laquelle se produit l'essaimage semble déterminée par l'action directe de facteurs de l'environnement, on ne peut exclure la possibilité d'une influence partielle par un cycle de changements physiologiques à l'intérieur des colonies.

#### REFERENCES.

1956. ALLEN (M. D.), JEFFREE (E. P.). — The influence of stored pollen and of colony size on the brood rearing of honeybees (*Ann. appl. Biol.*, **44** [4], 649-656).
1952. ARMITT (J. H.). — *Beekeeping for recreation and profit* (Birmingham, Ladbrook).
1937. BODENHEIMER (F. S.), BEN NERYA (A.). — One-year studies on the biology of the honeybee in Palestine (*Ann. appl. Biol.*, **24**, 385-403).
1922. BRÜNNICH (K.). — Graphische Darstellung der Legetätigkeit einer Bienenkönigin (*Arch. Bienenk.*, **4**, 137-147).
1951. CLARK (K. K.). — *Beekeeping* (Harmsworth, Middx., Penguin Books).
1957. CRANE (E. E.). — Second American Bee Journey (*Bee World*, **38**, 227-235, 249-257, 277-284, 301-313).
1950. CUMMING (A. R.), LOGAN (M.). — *Beekeeping, craft and hobby* (Edinburgh, Oliver and Boyd).
1921. DEMUTH (G. S.). — Swarm control (*Frmrs' Bull. U. S. Dep. Agric.*, **1198**, 1-28).
1901. DUFOUR (L.). — Recherches sur la ponte de la reine (*Ann. Fed. Soc. Franç. Apic.*, **10**, 18-24).
1943. FARRAR (C. L.). — An interpretation of the problems of wintering the honeybee colony (*Glean. Bee Cult.*, **71**, 513-518).
- 1890 c. GERSTUNG (F.). — Wahrheit und Dichtung über die geheimnisvollen Lebensvorgänge des Biens (*Allgemeine deutsche Bienen-Zeitung*. Reprinted in *Der Bien und seine Zucht*, 7th ed., Berlin, Pfennigstorf).
1951. JEFFREE (E. P.). — The swarming period in Wiltshire (*Wilts. Beekeepers' Gazette*, **74**, 2-3).
1957. KAPIL (R. P.). — The length of life and brood-rearing cycle of the Indian bee (*Bee World*, **38** [10], 258-263).
1939. LOTMAR (R.). — Der Eiweiss-Stoffwechsel im Bienen Volk während der Ueberwinterung (*Landw. Jb. Schweiz.*, **53**, 34-70).
1954. MAURIZIO (A.). — Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Landw. Jb. Schweiz.*, **68**, 115-182).
1947. MITCHENER (A. V.). — Manitoba honeyflows, 1924-1946 (*J. econ. Ent.*, **40**, 854-860). — 1948. The swarming season for honeybees in Manitoba (*J. econ. Ent.*, **41**, 646).
1930. MORLAND (D. M. T.). — On the causes of swarming in the honeybee: an examination of the brood food theory (*Ann. appl. Biol.*, **17**, 137-147).



1955. MURRAY (L.), JEFFREE (E. P.). — Swarming in Scotland (*Scot. Beekeep.*, **31**, 96-98).
1925. NOLAN (W. J.). — The brood rearing cycle of the honeybee (*Bull. U. S. Dep. Agric.*, **1349**, 1-56).
1947. PERCIVAL (M. S.). — Pollen collection by *Apis mellifera* (*New Phyt.*, **46** [1], 142-173).
1945. ROOT (E. R.). — *The ABC and XYZ of beekeeping* (Medina, Ohio, A. I. Root Co.).
1956. SIMPSON (J.). — The behaviour and physiology of the honeybee with particular reference to swarming (*Ph. D. thesis, University of London*). — 1957 *a*. The incidence of swarming among colonies of honeybees in England (*J. agric. Sci.*, **49**[4], 287-293). — 1957 *b*. Observations on colonies of honeybees subjected to treatments designed to induce swarming (*Proc. R. ent. Soc. Lond. A.*, **32**, 185-192). — 1958. The factors which cause colonies of *Apis mellifera* to swarm (*Insectes sociaux*, **5** [1], 77-95).
1947. SYNGE (A. D.). — Pollen collection by honeybees (*J. Anim. Ecol.*, **16**, 122-138).
1941. TODD (F. E.), BISHOP (R. K.). — The role of pollen in the economy of the hive (*Circ. U. S. Bur. Ent.*, **E-536**, 1-9).
1943. WADEY (H. J.). — *The bee craftsman* (Petts Wood, Kent, Bee Craft).
1954. Wafa (A. K.). — Seasonal variation, the distribution of the changes in honeybee colony weight and the metabolic rate during a period of inactivity (*Bull. Soc. Fouad. Ier. Entom.*, **38**, 363-378).
1949. YEATES (N. T. M.). — The breeding season of the sheep, with particular reference to its modification by artificial means, using light (*J. agric. Sci.*, **39**, 1-43).
-



# NOUVELLES DE L'UNION

---

## SECTION FRANÇAISE

### *Compte rendu de la réunion du 21 avril 1959.*

La réunion de la Section française s'est tenue à Paris, au Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés, sous la présidence de M. le Professeur Pierre-Paul Grassé.

*Étaient présents :* M<sup>me</sup> BAZIRE, MM. BUSNEL, CHAUVIN, DARCHEN, DESCHAMPS, M<sup>me</sup> FUZEAU, MM. GERVET, GRASSÉ, LAVIE, LECOMTE, NOIROT, M<sup>lle</sup> PAIN, M<sup>me</sup> PLATEAU, MM. RICHARD, VERRON, VUILLAUME.

*S'étaient excusés :* MM. DELEURANCE, de FEYTAUD, GRISON.

Ordre du jour :

1<sup>o</sup> Compte rendu d'activité du Bureau :

- Bulletin ;
- Prochain Congrès.

2<sup>o</sup> Élection d'un nouveau Bureau.

3<sup>o</sup> Communication scientifique par M<sup>lle</sup> PAIN : « Dernières données sur l'ectohormone de l'Abeille. »

1<sup>o</sup> **Compte rendu d'activité du Bureau.** — Le Secrétaire met ses collègues au courant de la situation concernant le Bulletin *Insectes Sociaux*.

La situation financière grave dans laquelle se trouve le Bulletin (déficit actuel de 2 millions de francs environ) a motivé diverses décisions :

- augmentation du prix d'abonnement ;
- campagne pour l'augmentation du nombre des abonnés ;
- demande de subventions extraordinaires de la part des sections étrangères ;

— envoi d'une proposition concrète de réorganisation du système des abonnements. Chaque membre de l'Union serait automatiquement abonné, à charge pour lui de verser personnellement le prix de son abonnement ou d'obtenir une subvention équivalente. Le montant global pour chaque section serait versé directement à la Librairie Masson par le Trésorier national ;

— ce système semble efficace, mais les premiers échos obtenus (avis personnel du Président de la Section Britannique) ne sont pas très favorables.

En tout cas, cet ensemble de démarches n'a pas encore donné de résultats très importants.

Une des principales conséquences de la situation financière actuelle est l'impossibilité où nous nous trouvons d'imprimer les Communications du Congrès de 1957. Nous avons entrepris de les retourner à leurs auteurs, à charge pour eux de tenter de les placer auprès d'une autre revue en mentionnant l'origine.

**PROCHAIN CONGRÈS.** — Nous avons reçu de M. le Professeur Jucci une lettre annonçant que la Section italienne acceptait de prendre en charge l'organisation du Congrès de 1961. M. le Professeur Jucci aimerait recevoir des suggestions, de la part de la Section française, concernant divers points d'organisation, et M. Richard les soumet à ses Collègues, qui, après large discussion, proposent ce qui suit :

1° La meilleure période pour la tenue du Congrès serait la période des vacances de Pâques (début du mois d'avril).

2° Les villes qui semblent mieux adaptées sont Florence, Portici, Pavie.

3° Il est souhaitable de garder le moins de temps possible pour des communications diverses et de réserver beaucoup de temps à la tenue de symposia. La Section française propose les sujets suivants : Régulation dans les comportements constructeurs ; Cycle saisonnier dans les sociétés pérennes ; Les problèmes de l'ectohormone ; Les problèmes de la trophallaxie... *Deux sujets* seulement pourraient être retenus.

4° Il est souhaitable que le Congrès serve à l'information de tous sur les recherches des divers spécialistes. Donc la meilleure forme de travail semble l'organisation de séances plénières plutôt qu'une juxtaposition de sections plus ou moins artificielles.

5° La durée des travaux du Congrès ne devrait pas excéder quatre jours.

6° Il semble souhaitable de prévoir une excursion touristique après le Congrès.

2° **Élection d'un nouveau Bureau.** — M. Grassé souhaite que la Présidence de la Section française revienne à un autre qu'à lui. M. Richard souhaite qu'un autre Secrétaire lui succède.

Après échange de vues, les présents participent au vote :

Votants : 15. Bulletins nuls : 2.

Sont élus :

— Président : M. CHAUVIN : 12 voix.

— Secrétaire : M. RICHARD : 13 voix.

— Secrétaire adjoint : M. LECOMTE : 13 voix.

— Trésorière : M<sup>me</sup> BAZIRE : 13 voix.

3° **Communication scientifique.** — Étant donnée l'heure tardive, cette communication sera lue au cours d'une nouvelle réunion de la Section.

La séance est levée à 19 h. 30.



---

*Published in France.*

*Le Gérant : GEORGES MASSON.*

---

Dépôt légal 1959 - 3<sup>e</sup> trimestre - N° d'ordre : 3195 - MASSON et C<sup>ie</sup>, éditeurs, Paris.

---

Imprimé par l'Imp. CRÉTÉ, à Corbeil-Essonnes (Seine-et-Oise), France.  
Dépôt légal 1959 - 3<sup>e</sup> trimestre - N° d'ordre : 1496.



## NOTES POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages (28 lignes de 67 caractères par page) dactylographiées, illustration comprise.
- 5° Le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation : Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, RENNES (I-et-V.) — France.

## ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

I. — **Publications périodiques.** — LE BULLETIN SIGNALÉTIQUE. — Le Centre de Documentation du C. N. R. S. publie un « Bulletin Signalétique » dans lequel sont signalés par de courts extraits classés par matières tous les travaux scientifiques, techniques et philosophiques publiés dans le monde entier. Abonnement annuel (y compris la Table générale des Auteurs).

2° *partie* (biologie, physiologie, zoologie, agriculture).

France : 10 000 francs. Étranger : 12 000 francs.

*Tirage à part, 2° partie, Section XI* (biologie animale, génétique, biologie végétale).

France : 5 100 francs. Étranger : 5 500 francs.

*Section XII* (agriculture, aliments et industries alimentaires).

France : 1 600 francs. Étranger : 2 000 francs.

Abonnement au Centre de Documentation du C. N. R. S., 16, rue Pierre-Curie, Paris (V°). C. C. P. Paris 9131-62. Tél. : DANton 87-20.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE. — Revue trimestrielle publiée sous les auspices du « Comité des Archives de Zoologie expérimentale et générale ».

Prix de l'abonnement : France : 4 500 francs. Étranger : 5 000 francs.

Vente : Presses de la Cité, 116, rue du Bac, Paris (VI°).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C. N. R. S. — Publication trimestrielle.

Abonnement annuel (4 numéros) : France : 800 francs. Étranger : 1 000 francs.

Prix du numéro : France : 220 francs. Étranger : 275 francs.

Vente : Laboratoires de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, Bellevue.

II. — **Ouvrages.** — Franklin PIERRE: *Écologie et Peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-Occidental*. 1 vol. in-8° raisin, de 332 pages et 16 planches, relié pleine toile jaune. 3 200 francs.

III. — **Colloques internationaux.** — XXXIII : *Écologie*..... 2 700 francs.

XXXIV : *Structure et Physiologie des Sociétés animales*..... 2 500 francs.

Renseignements et Vente : Service des publications du C. N. R. S., 13, quai Anatole-France, Paris (VII°). C. C. P. Paris 9061-11. Tél. : INV. 45-95.



**M**  
**&** **ie**